Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	31-XII-1981
53	B I O L O G I E	2

LES STRUCTURES PRONEPHRETIQUES DES POLYPTERES (POISSONS BRACHIOPTERYGIENS)

PAR

W. M. A. DE SMET

(Avec 56 figures dans le texte)

INTRODUCTION

Chez la plupart des poissons osseux, il y a un organe excréteur antérieur bien développé : le pronéphros. Son existence n'est que temporaire et ses structures sont bien différentes de celles des autres parties du système excréteur. Un tel organe se présente aussi chez les Polyptères, ces remarquables poissons qui sont les représentants des Brachioptérigiens.

Au moment de l'éclosion des larves de Polyptère, (c'est-à-dire quatre à cinq jours après la fécondation) cet organe est bien développé. Il montre alors la forme qui est la plus idéale pour servir de point de départ pour une description générale. Les chambres pronéphrétiques y sont alors au notre de quatre, c'est-à-dire qu'il y en a deux de chaque côté de la chorde dorsale. Ces chambres se trouvent dans la région antérieure du tronc, notamment dans le territoire des métamères I à VI. La chambre antérieure se trouve en communication étroite avec la partie antérieure de la cavité péricardio-péritonéale; la chambre postérieure n'a aucune relation avec celle-ci. Chaque chambre communique latéralement avec un tube assez court; le tube antérieur rencontre le tube postérieur et les deux se continuent sous forme d'un conduit, qui est le conduit pronéphrétique. Celui-ci décrit des courbes, puis se dirige en sens postérieur vers le cloaque.

Telle est en grandes lignes la constitution du système pronéphrétique des Polyptères au moment de l'éclosion. Dans les stades suivants un glomérule se développera dans chaque chambre. Pendant ce processus la chambre postérieure se réunit avec la chambre antérieure. Puis la partie

antérieure de cet ensemble va être incorporée dans la cavité péricardio-péritonéale, tandis que la partie postérieure s'en séparera de plus en plus, jusqu'à devenir une chambre isolée. Pendant ces stades-là la partie antérieure de chaque conduit urinaire se tournera en circonvolutions et sera enveloppée par du tissu hématopoiétique.

Après de tels stades le pronéphros subira une dégénérescence; elle mènera à la disparition complète des chambres et de la partie antérieure de chaque conduit pronéphrétique. Les parties médiane et postérieure de ce dernier subsisteront pourtant comme le conduit excréteur des spécimens adultes de Polyptère.

Il est donc évident que le pronéphros vers son maximum de développement (chez des larves de 10 à 20 mm), présente des chambres pronéphrétiques fort différentes de celles des larves, fraîchement écloses. Mais d'une façon analogue on peut dire qu'une différence notable existe entre les chambres de ces larves et les constitutions pronéphrétiques des embryons des stades neurulaires.

La transformation de ces constitutions pronéphrétiques des embryons neurulaires en chambres fera l'objet du premier chapitre de cette étude-ci. Elle est un phénomène plus complexe que l'on ne s'était imaginé auparavant.

La transformation de ces chambres pronéphrétiques en un appareil glomérulaire fera l'objet du deuxième chapitre. Là aussi l'inspection minutieuse des structures a fait reconnaître un bon nombre de nouveaux détails qui se portent surtout aux relations avec les organes environnants.

Le troisième chapitre aura comme objet la dégénérescence des structures pronéphrétiques.

Les notions qu'on peut trouver dans les manuels de zoologie sur les structures pronéphrétiques des Polyptères sont fort succinctes et elles se limitent surtout à ce qui a été décrit par KERR en 1907. Peu d'autres observations n'ont jamais été publiées sur ces structures (signalons : LEBEDINSKY, 1895; BUDGETT, 1902; GUITEL, 1914; ABDEL-AZIZ, 1956) et ont un caractère fort fragmentaire ou même erroné.

A l'instigation de M. le professeur G. VANDEBROEK de l'Institut de Zoologie de l'Université de Louvain, une étude sur le système excréteur des Polyptères a été entreprise. Des recherches sur des spécimens adultes ont été faites dans son laboratoire. Pour des recherches sur des spécimens embryonnaires et larvaires, des séjours dans d'autres établissements ont été nécessaires.

Un séjour à l'Institut de Zoologie de l'Université de Stockholm (directeur : M. le prof. L. SILEN; directeur émérite : M. le prof. T. PEHRSON), où se trouve le matériel récolté par les expéditions de O. SVENSSON (1931) et de G. JOHNELS (1950) en Gambie, était possible grâce à une bourse d'étude du « Svenska Institutet ». Ce séjour s'est fait en 1960-1961.

Un autre séjour, rendu possible par une bourse d'étude du « British Council », a donné la possibilité d'examiner le matériel unique qui se trouve au Département de Zoologie de l'Université de Glasgow et qui a

servi pour les études de KERR. Ce matériel provient des expéditions de John Samuel BUDGETT; celui-ci s'était proposé comme but l'étude du système excréteur des Polyptères, mais il est mort à la suite des maladies contractées pendant son séjour dans les marais africains. Au moment du séjour d'étude à Glasgow, M. le prof. C. M. YONGE et Mlle A. E. MILLER étaient en charge de ce matériel unique et ils n'ont pas manqué de fournir une contribution utile. Ce séjour s'est fait en 1961.

L'élaboration des notes a été possible grâce à un mandat du « Nationaal Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek — Fonds national de la Recherche Scientifique », et plus tard grâce à la bienveillance de M. le prof. A. CAPART, directeur du « Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen — Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique ».

L'auteur y tient à remercier toutes les personnes et toutes les institutions qui ont rendu possible des recherches sur ce thème peu connu de la zoologie.

PREMIER CHAPITRE

L'APPARITION DES CHAMBRES PRONEPHRETIQUES

AVANT-PROPOS

Chez les Polyptères la formation des chambres pronéphrétiques se fait selon des façons qui sont plus ou moins différentes de celles qui ont été décrites chez les autres vertèbres anamniotes. Une description de cette formation fera l'objet de ce chapitre-ci. Signalons dès à présent que la description, que KERR en avait donnée en 1907, a été basée beaucoup plus sur des dispositions occasionnelles que sur des images du processus normal et que ceci a mené à quelques interprétations erronées. En effet, dans un tel processus plusieurs irrégularités peuvent conduire à des dispositions anormales et celles-ci peuvent frapper l'œil à l'occasion d'une inspection rapide et donner l'impression de représenter l'état normal. Le processus normal ne se remarque bien que lorsqu'on a l'occasion d'examiner attentivement quelques dizaines d'embryons tout en comparant soigneusement leurs structures.

Pour l'étude présente le matériel d'étude, sur lequel KERR s'était basé jadis a été réexaminé. Ce matériel se trouve au Département de Zoologie de l'Université de Glasgow. Il s'agit de séries de coupes d'embryons de *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER. Un des amis de KERR, J. S. BUDGETT, avait pu acquérir ces embryons grâce à une fécondation artificielle réalisée en Nigérie en 1903. Dès 17 heures après la fécondation, des séries de 10 embryons avaient été prélevés et décapsulés par lui à des intervalles réguliers. A cause du climat tropical le développement de ces embryons avait avancé bien vite. Des différences interindividuelles n'avaient

pas manqué de se présenter dans les séries. De même des larves fraîchement écloses avaient été conservées, mais la plupart d'entre elles avaient été mourantes ou mortes au moment de la fixation.

Un grand nombre de ces embryons et de ces larves ont été débités en coupes d'une épaisseur entre 5 et 10 μ, soit transversalement, soit horizontalement, soit sagittalement. Les coupes ont été colorées à l'hématoxyline-éosine. Ces coupes ont très bien conversé leur couleur et permettent, même à ce jour-ci, un bon examen. Pour l'étude présente elles ont été examinées en 1961.

A. La transformation des mésomères en chambres pronéphrétiques

a) Les mésomères et les néphrocèles

Les chambres pronéphrétiques de *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER ont leur orgine dans des zones bien déterminées des métamères antérieurs. Le nombre de métamères qui participe à leur formation peut varier d'un spécimen à l'autre, mais en général il est de six, à savoir les six premiers.

Dans ces premiers métamères la zone qui engendrera les chambres pronéphrétiques se distingue nettement dans le mésoderme; dans les métamères suivants elle s'individualise moins bien et ses cellules s'y dissocient et s'y transforment en une masse indifférenciée (dans laquelle l'opisthonéphros prendra naissance plus tard).

Cette zone est appelée ici de préférence le mésomère; on la retrouve aussi dans la littérature sous des noms tels que : le néphrotome, la masse intermédiaire, la lamelle uro-génitale, le pédoncule somitique entre autres. Elle est placée entre la zone plus dorsale, qui est appelée ici de préférence l'épimère (également appelée : le somite, le myotome, la protovertèbre entre autres) et la zone plus ventrale, qui est non métamérisée, et qui est appelée de préférence l'hypomère (les plaques latérales) (*).

Chaque mésomère de ces six premiers métamères participe également à la formation du conduit pronéphrétique : en effet, la paroi latérale d'un tel mésomère engendre une expansion qui se fusionne avec l'expansion analogue des métamères voisins. Ces fusions provoquent l'existence d'une masse cellulaire qui se prolongera en sens postérieur jusqu'à atteindre le cloaque; cette masse se transformera en conduit pronéphrétique.

(*) Cette série de noms : épimère, mésomère et hypomère, avait déjà été introduite par VAN WIJHE en 1889. Elle est actuellement fort recommandée par plusieurs auteurs (p. a. HYMAN). Il faut cependant tenir compte du fait que d'autres auteurs comprennent ces noms parfois dans un autre sens.

Puisque les détails sur l'origine des zones mésomériques et sur la formation du conduit pronéphrétique sont exposés dans une publication sur les premiers stades du mésoderme (*), et puisque l'évolution de la partie postérieure de ce conduit pronéphrétique est décrite en détail dans une autre publication, qui traite l'origine de la région cloacale (**), il semble superflu de répéter ici les notions sur ces transformations. Il y a plutôt lieu de procéder tout de suite à une description du système pronéphrétique tel qu'il se présente au moment où les chambres pronéphrétiques vont faire leur apparition.

Les spécimens les plus appropriés pour aboutir à une telle description sont des embryons qui possèdent 14 à 21 métamères. Dans le matériel d'étude de BUDGETT ils appartiennent aux séries 5 (âgés de 39 heures), 6 (45 heures) et 7 (51 heures).

Chez de tels embryons le tube neural s'est déjà complètement clos. Dans la région antérieure la partie céphalique accuse un premier développement, tandis que dans la partie postérieure le corps post-vitellin se dessine derrière la masse vitelline. La chorde dorsale et l'hypochorde sont définitivement présentes. Les métamères se trouvent des deux côtés de ces structures axiales. Les six premiers métamères sont les plus développés. Leur zone mésomérique est assez bien reconnaissable (ceci du moins pour les métamères II, III, IV et V). Elle est reliée latéralement à l'ébauche du conduit pronéphrétique; celui-ci est une bande cellulaire qui se prolonge en sens postérieur vers la région anale (voir la constitution chez un embryon plus jeune à la fig. 1). Des cavités intercellulaires se

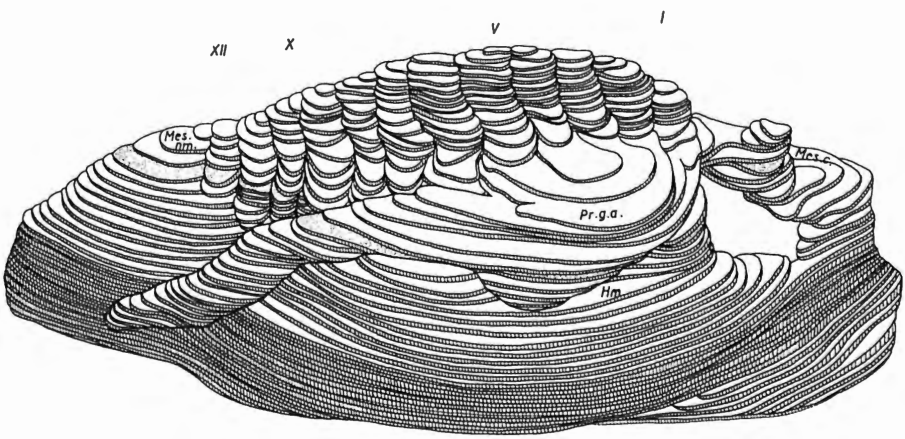


Fig. 1. — Reconstruction en perspective des structures mésodermiques du côté droit de l'embryon 4G (âgé de 33 heures). La partie ventrale n'est pas complète. La tranche pointillée indique la section de la figure 2. VI, V, X, XII : indication des métamères. — Hm. : hypomère — Mes. c : mésoderme céphalique — Mes. nm. : mésoderme non-métamérisé — Pr.g.a : ébauche du conduit pronéphrétique.

(*) Voir DE SMET, 1975 a, pp. 9-16.
(**) Voir DE SMET, 1975 c, pp. 49-53.

sont développées localement dans cette bande. Des cavités pareilles, appelées des *néphrocèles*, existent dans les mésomères; elles se continuent souvent dans des cavités analogues, les myocèles, qui existent dans les épimères (fig. 3). Puisqu'une dissociation cellulaire s'est présentée entre mésomère et hypomère (fig. 3) (excepté dans les deux premiers métamères), la mince cavité hypomérique (qui n'existe d'ailleurs que dans la région tout antérieure), n'a de rapport qu'avec les néphrocèles des deux premiers métamères. Toutes ces cavités intercellulaires font l'objet d'une étude spéciale où on peut en trouver les détails (*).

Comment s'opère donc chez ces embryons la transformation assez rapide de ces mésomères quasi solides en chambres creuses à paroi aplatie et à tube contourné ?

KERR se l'est présenté de la façon suivante : d'une part il y a la présence de quatre mésomères à néphrocèles grand ouverts du côté droit de l'embryon 6G (un embryon coupé dans le sens longitudinal; fig. 10); d'autre part il y a deux chambres pronéphrétiques par côté chez des embryons plus avancés; la conclusion serait que deux de ces quatre mésomères s'atrophient complètement en laissant deux autres (lesquels, seraient selon KERR ceux des métamères II et V) devenir des chambres pronéphrétiques.

Mais une inspection plus poussée effectuée sur un plus grand nombre de spécimens, conduit à la conclusion que le processus de cette transformation est normalement bien différent. Il se présente même d'une façon qui ne semble avoir été décrite chez aucune autre espèce : pendant l'expansion des néphrocèles leurs parois subissent une régression, qui a pour conséquence que plusieurs (deux ou trois) cavités s'unissent de plus en plus et forment finalement une cavité unique, qui répond à une seule chambre (voir fig. 8).

Pour comprendre ce processus il faut l'analyser. Il résulte en effet de trois phénomènes quasi concordants :

1. D'une part, un léger éloignement se dessine entre les mésomères III et IV et ceci fera distinguer dorénavant un groupe antérieur (I à III) et un groupe postérieur (IV à VI) de mésomères.

2. D'autre part, les cellules des parties craniale, médiale et caudale de chacun de ces mésomères migrent en direction médiale, ce qui a pour conséquence que les parois entre les néphrocèles se retirent.

3. De plus ces cellules subissent un aplatissement.

Ces trois phénomènes nécessitent une description plus détaillée, ce qui fera l'objet des paragraphes suivants. Chaque phénomène sera traité sépa-

(*) Voir DE SMET, 1975 a, pp. 21-22.

rément, mais il ne faut pas perdre de vue qu'ils s'opèrent tous les trois dans les mêmes stades et que c'est de leur action concordante que résulte la formation des chambres pronéphrétiques.

b) Les phénomènes de la transformation

1. Une première distinction entre un groupe antérieur de mésomères (ceux des métamères I à III) est un groupe postérieur (ceux des métamères IV à VI) se désigne déjà avant que les autres processus de transformation se montrent clairement. Elle se remarque déjà chez des spécimens à 12 métamères, tels que l'embryon 4G.

Une reconstruction en perspective, représentée par la figure 1, nous apprend comment sont les structures mésodermiques du côté droit de ce spécimen 4G. Elle demande un peu de commentaire. A titre complémentaire la figure 2 peut servir, puisqu'elle concerne une section du même spécimen. La tranche de cette section est d'ailleurs indiquée en pointillé dans la figure 1. On voit dans les deux figures que chez cet embryon douze métamères se sont désignés par côté du corps. Ces métamères laissent distinguer un épimère (la partie supérieure), un mésomère en dessous de ce dernier et une masse hypomérique; cette dernière recouvre la masse vitelline. En avant de la série de métamères il y a le mésoderme céphalique, dans lequel aucune métamérisation n'est reconnaissable; ce mésoderme céphalique est partiellement séparé de la série de métamères par une extension endodermique, qui est l'ébauche du spiraculum (dans la fig. 1, qui ne présente que les structures mésodermiques, cette extension endodermique correspond à un trou). En arrière de cette série de douze métamères, il y a du mésoderme dans lequel la métamérisation ne s'est pas encore manifestée (mais y procèdera dans les stades suivants).

Les mésomères des métamères I à V sont reliés à une masse cellulaire qui a été engendrée par elles. Elle est l'ébauche du conduit pronéphrétique. Cette ébauche est coincée entre l'épiderme et la couche hypodermique qui recouvre la masse vitelline.

Il n'est pas sans importance d'inspecter dans cette reconstruction (qui représente le côté droit de cet embryon) les tranches qui constituent les mésomères : on y voit que les mésomères III et IV s'éloignent légèrement l'un de l'autre là où ils passent dans l'ébauche du conduit pronéphrétique.

Un éloignement pareil se voit également et même mieux pour le côté gauche de cet embryon, lorsqu'on inspecte la figure 2. Le plan de la section passe de ce côté gauche (indiqué par L) tout juste au niveau des mésomères. Un éloignement indéniable entre les parties latérales des mésomères III et IV y est reconnaissable. Les mésomères I, II et III forment donc un groupe antérieur et ils sont orientés de telle façon que leurs axes convergent vers un point idéal qui se trouve dans la partie antérieure de l'ébauche du conduit pronéphrétique, plus particulièrement au niveau

du métamère II. Les mésomères IV et V constituent un groupe postérieur et son orientation est autre.

Une raison évidente pour cette séparation en deux groupes ne s'indique pas de façon distincte. On doit la rechercher probablement dans la cinématique des masses cellulaires qui engendrent l'ébauche du conduit pronéphrétique. Il n'est pas inutile de rappeler ici que cette ébauche s'est formée par la rencontre de masses cellulaires qui sortaient du côté latéral de chaque mésomère antérieur et que ces masses ne se dirigeaient nulle-

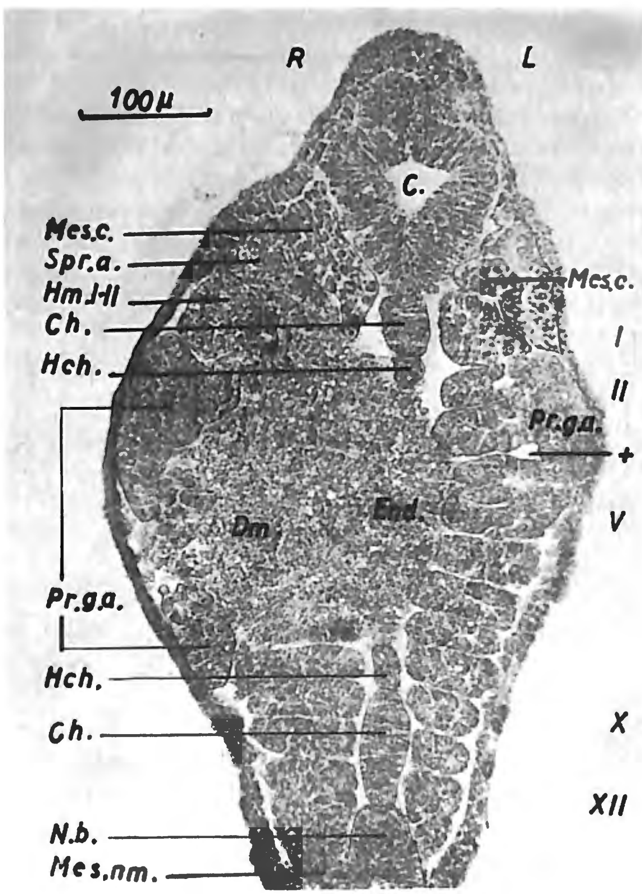


Fig. 2. — Coupe horizontale à travers l'embryon 4G (dont la reconstruction en perspective se trouve à la figure 1). Notez que le côté droit (indiqué par R) se trouve coupé à un niveau plus ventral que le côté gauche (indiqué par L). — I, II, V, X, XII : indication des métamères — C. : cerveau (ébauche) — Ch. : chorde dorsale — Dm. : masse vitelline — End. : endoderme intestinal — Hch. : hypochorde — Hm. I-II : hypomères des métamères I et II — Mes.c. : mésoderme céphalique — Mes. nm. : mésoderne non-métamérisé — N.b. : tube neural — Pr.g.a. : ébauche du conduit pronéphrétique — Spr.a. : ébauche du spiraculum — + :éloignement entre les mésomères des métamères III et IV.

ment vers l'arrière, mais présentaient une orientation vers un point idéal qui se trouvait au niveau du mésomère III (*).

En tout cas, cette séparation des mésomères en deux groupes aura ses influences dans la suite. Pendant le modèlement de l'ébauche du conduit pronéphrétique elle se prononcera. Elle aura pour conséquence que les mésomères II et III (avec souvent une participation de I) formeront une chambre antérieure, tandis que les mésomères IV et V (et souvent VI et éventuellement VII) formeront une chambre postérieure.

2. Les mésomères se transformeront sensiblement à la suite de l'expansion des cavités qui étaient nées dans leur intérieur (les néphrocèles). Cette transformation n'est pas nécessairement d'un même degré pour les deux côtés de l'embryon; il s'ensuit que les deux côtés peuvent parfois présenter des stades différents de transformation, ce qui est alors bien illustratif.

Un bel exemple d'une telle différence se voit à la figure 3. Elle est une coupe transversale de l'embryon 5A au niveau du métamère IV. On

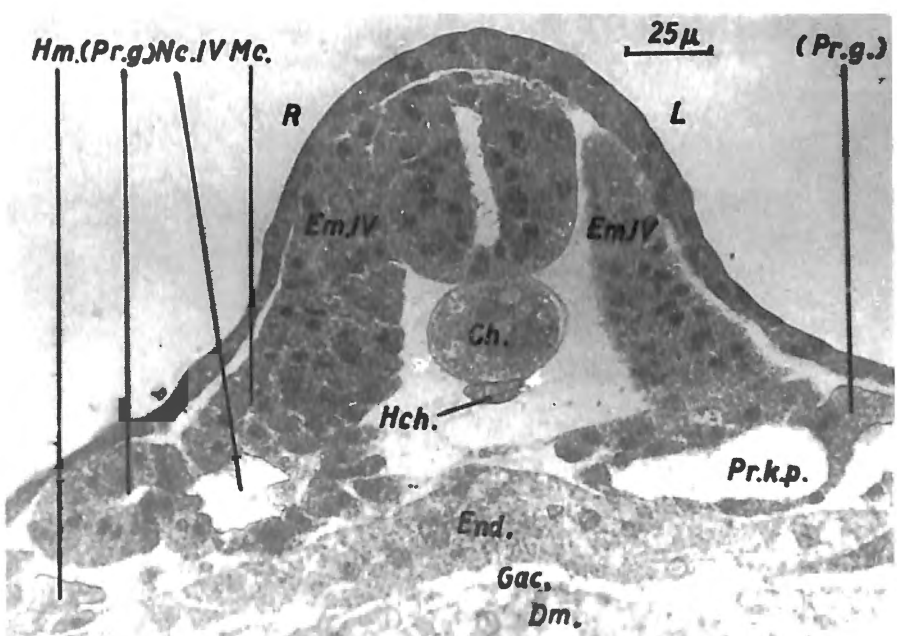


Fig. 3. — Coupe à travers l'embryon 5A (âgé de 39 heures) au niveau du métamère IV. Les chambres pronéphrétiques sont en train de s'établir, mais le processus est plus avancé du côté gauche (L) que du côté droit (R). Cette coupe-ci répond à la ligne de la figure 4. — Ch. : chorde dorsale — Dm. : masse vitelline — End. : endoderme intestinal — Em. IV : épimère du métamère IV — Gac. : gastrocèle — Hch. : hypochorde — Hm. : hypomère — Mc. : myocèle — Nc. IV : néphrocèle du mésomère IV — (Pr.g.) : ébauche du conduit pronéphrétique — Pr.k.p. : chambre pronéphrétique postérieure.

(*) Voir l'étude sur les premiers stades du mésoderme : DE SMET, 1975 a.

remarque bien que les structures du côté gauche de cet embryon (indiqué par L) sont plus avancées en développement que celles du côté droit; ceci vaut tant pour les épimères que pour les mésomères. En effet, du côté gauche une chambre pronéphrétique à parois aplaties s'est déjà dessinée et l'épimère y est devenu assez étroit; le côté droit montre plutôt comment ce processus s'opère : un nombre de cellules mésodermiques se dissocie et migre en direction médiale, tandis que d'autres circonscrivent de plus en plus une cavité néphrétique, qui montre déjà une légère expansion. La figure 4, qui est une représentation de l'expansion de tous les néphrocèles chez ce même embryon 5A, montre d'ailleurs à quel degré des différences se rencontrent dans ces expansions.

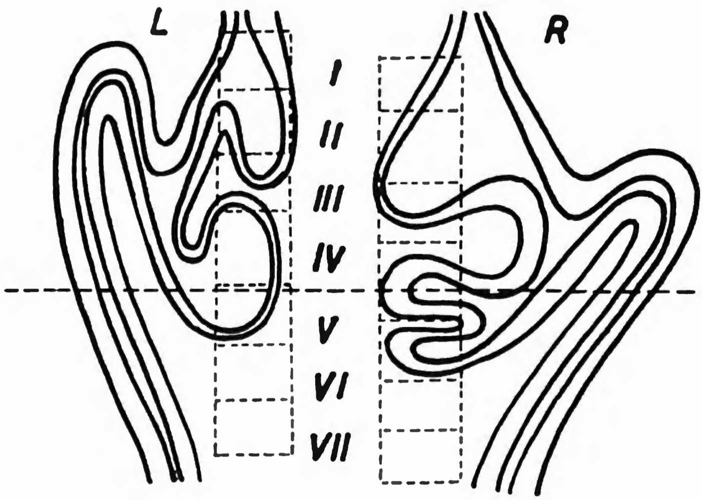


Fig. 4. — Schéma du pronéphros de l'embryon 5 A, avec indication des métamères. La ligne correspond à la section de la fig. 3. Remarquez que dans cette figure les côtés droit (R) et gauche (L) sont invers par rapport à la fig. 3.

Cette migration des cellules mésodermiques a déjà fait l'objet d'une description dans l'étude sur le développement du système veineux des Polyptères (DE SMET, 1969). Rappelons que surtout la zone mésomérique et la zone de transition entre mésomère et épimère perdent un grand nombre de leurs cellules du côté médial. Pendant ce processus la cavité du mésomère (le néphrocèle) s'aggrandit, mais celle de l'épimère (le myocèle) s'efface. Le résultat en est que la masse quasi solide du mésomère s'est aggrandie en volume malgré la perte d'un grand nombre de ses cellules. La figure 5 rappelle d'ailleurs de façon schématique comment cette transformation s'opère.

Il n'est pas inutile de signaler ici que cette perte de cellules ne se limite pas au côté médial du mésomère (quoiqu'elle s'y remarque le mieux). Les autres côtés, et notamment ceux qui sont dirigés vers le

mésomère voisin, y participent également. Le côté latéral ne montre pas tellement ce phénomène, mais ses cellules contribuent plutôt à l'édification des tubes des conduits pronéphrétiques.

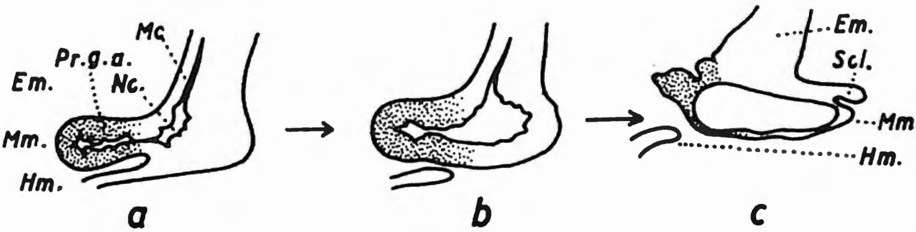


Fig. 5. — Schéma des stades successifs dans la transformation des mésomères en chambres pronéphrétiques. La partie qui est intégrée dans le conduit pronéphrétique est indiquée en pointillé. — Em. : épinère — Hm. : hypomère — Mc. : myocèle — Mm. : mésomère — Nc. : néphrocèle — Pr.g.a. : ébauche du conduit pronéphrétique — Scl. : sclérotome.

3. Cet embryon 5A, est d'ailleurs fort instructif lorsqu'on envisage son système pronéphrétique complet. La reconstruction schématique donnée à la figure 4 mérite une attention spéciale (il faut noter toutefois que dans cette reconstruction les côtés gauche et droit se trouvent de façon inverse par rapport à la section représentée à la figure 3) Du côté gauche deux chambres pronéphrétiques se sont dessinées. Du côté droit le processus est moins avancé et révèle une structure à trois cavités : la première répond à la chambre antérieure, mais les deux autres correspondent à ce qui doit devenir la chambre postérieure. Ceci enseigne bien qu'une chambre pronéphrétique ne naît pas d'un seul mésomère (tel que KERR le présumait), mais bien de l'union de plusieurs d'entre eux et surtout à la suite de la confluence de leurs néphrocèles.

Les phénomènes de ces confluences des néphrocèles se remarquent bien chez plusieurs embryons. La reconstruction schématique de la constitution chez l'embryon 5A (fig. 4) n'en est qu'un exemple parmi plusieurs. Un autre cas se voit bien dans les coupes horizontales à travers l'embryon 6E. Une de ces coupes, représentée à la figure 6, passe de façon très heureuse à travers les mésomères IV et V du côté droit : on y voit que les néphrocèles de ces deux mésomères montrent une large communication réciproque. Mais l'inspection des autres coupes met ce phénomène mieux en évidence. La figure 7 montre de façon schématique l'aspect de ces mésomères IV et V de cet embryon 6E à plusieurs niveaux; le premier dessin est au niveau de la zone de transition entre épimère et mésomère, le deuxième au niveau représenté par la figure 6, le troisième au niveau de la partie inférieure des mésomères. On y voit fort bien que l'expansion des néphrocèles va de concert avec une régression des parois qui les séparent. A cause de cette régression plusieurs (deux ou trois) néphrocèles s'unissent à devenir une seule cavité; une chambre pronéphrétique en résulte.

La partie latérale des mésomères se modèle également : elle participe à la formation d'une espèce de tube qui provient de plusieurs (deux ou trois) mésomères et qui mène au conduit pronéphrétique.

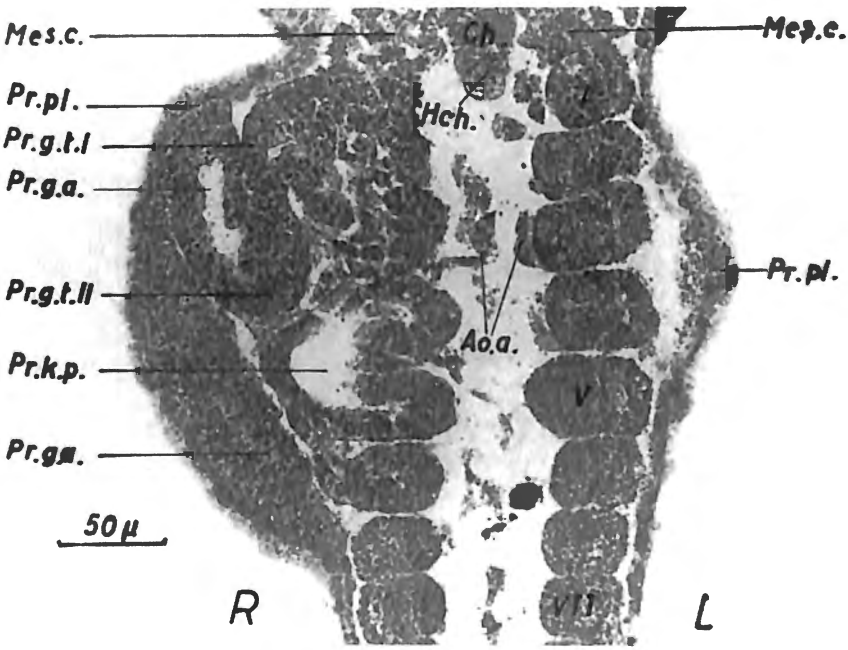


Fig. 6. — Exemple de la régression des parois dans les mésomères chez l'embryon 6E (âgé de 45 heures). — L : côté gauche — R : côté droit. — Ao.a. : ébauche de l'aorte — Ch. : chorde dorsale — Hch. : hypochorde — Mes.c. : mésoderme céphalique — Pr.g.a. : ébauche du conduit pronéphrétique — Pr.g.t. I : tube antérieur du conduit pronéphrétique — Pr.g.t. II : tube postérieur du conduit pronéphrétique — Pr.k.p. : chambre pronéphrétique postérieure — Pr.pl. : pli pronéphrétique.

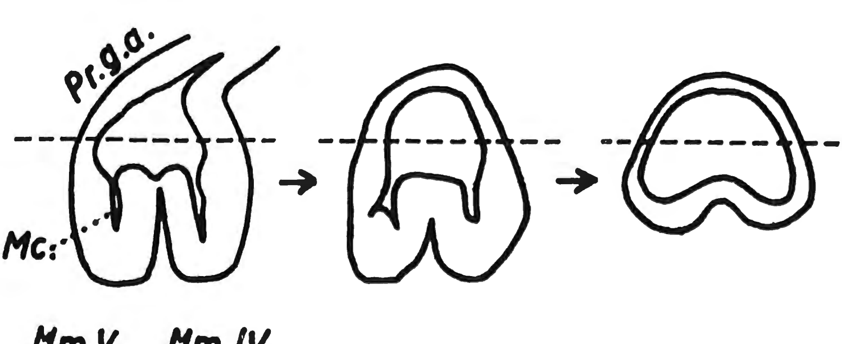


Fig. 7. — Schéma de la régression des parois dans les mésomères. Chaque dessin représente une section horizontale à travers les mésomères IV et V du côté droit de l'embryon 6E (de la fig. 6; le deuxième dessin correspond à cette figure-là). La ligne indique la limite entre la partie qui deviendra la chambre et la partie qui deviendra le tube du conduit. — Mc. : myocèle — Mm. IV : néphrocèle du mésomère IV — Mm. V : néphrocèle du mésomère V — Pr.g.a. : ébauche du conduit pronéphrétique.

La configuration de l'ébauche du conduit pronéphrétique avant ces transformations semble avoir un effet décisif pour le nombre de mésomères qui participeront à la formation des chambres pronéphrétiques. En effet, cette ébauche avait été engendrée par les parois latérales de plusieurs mésomères. Généralement, les mésomères I à IV (et éventuellement VII) y avaient contribué, mais la participation des mésomères I et VI était souvent fort limitée. Lorsque ces deux métamères extrêmes, ou bien un seul d'entre eux, n'avaient pas de lumière qui était en continuité avec celle de l'ébauche du conduit, leur contribution à la formation de la cavité de la chambre se prononçait par un retard dans leur développement. La conséquence est alors que la participation de ce mésomère à l'édification de la chambre sera limitée ou même rien.

Il s'ensuit que la chambre pronéphrétique antérieure s'établira aux dépens des mésomères II et III, avec une participation éventuelle du mésomère I, et que la chambre postérieure naîtra des mésomères IV et V, plus parfois VI (et en des cas exceptionnels également VII, tel qu'il sera décrit plus loin). Dans le cas de non-participation les cellules de ces mésomères se dissocieront et deviendront des masses mésenchymateuses.

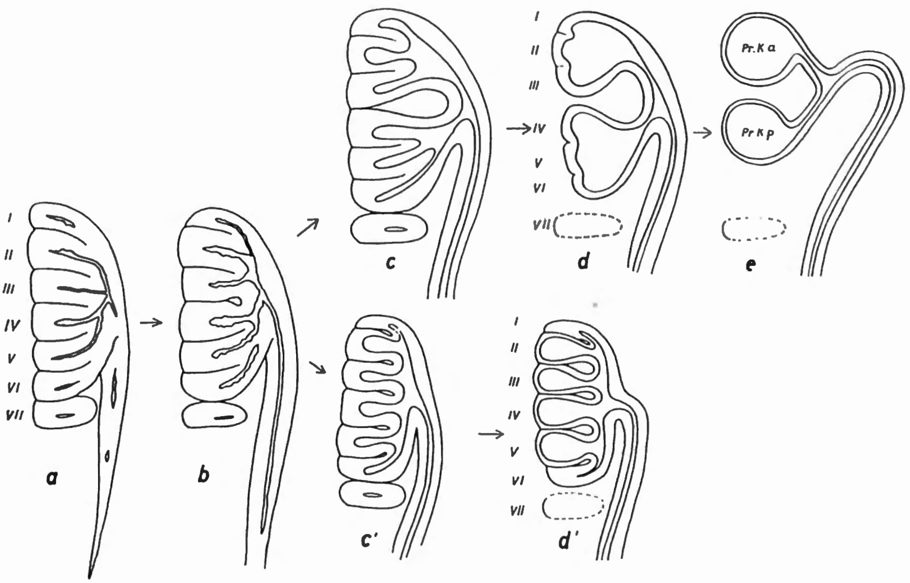


Fig. 8. — Schéma des transformations qui s'opèrent dans les mésomères I à VII dans les stades des embryons des séries 2 à 6 (entre 21 $^1/_2$ heures et 45 heures d'âge). La rangée supérieure indique l'état normal, la rangée inférieure des anomalies. — Pr.k.a. : chambre pronéphrétique antérieure — Pr.k.p. : chambre pronéphrétique postérieure.

Le schéma de la figure 8 donne un aperçu du processus de la transition tel qu'il se présente lorsque les métamères I à VI y contribuent tous les six. D'une part, il y a le processus normal (fig. c-e), Mais d'autre part dans

bon nombre de cas le processus normal se voit arrêté et des configurations anormales (telles que celles figurées sous c' et d') apparaissent. Ceci peut être le cas pour un seul côté de l'embryon ou pour ses deux côtés. On peut avancer l'idée que les spécimens à pronéphros irrégulier n'achèvent pas la vie embryonnaire. En effet beaucoup de spécimens meurent avant d'atteindre l'état larvaire et d'ailleurs de grandes différences dans le système pronéphrétique n'existent presque plus pendant la vie larvaire.

Il convient de passer ici en revue les embryons de ces stades, dans lesquels ces transformations s'opèrent. Cette revue montrera la variation qui se retrouve dans l'ensemble des embryons de cet âge-là. Ceci fera l'objet du paragraphe suivant.

c) Description des structures pronéphrétiques des embryons concernés

Une étude comparative des dispositions pronéphrétiques de plusieurs embryons montre clairement combien grande est la variabilité parmi eux. Néanmoins le processus décrit plus haut, se retrouve dans la plupart des cas.

En commençant par les spécimens à 14 métamères et en procédant à ceux à plus de 20 métamères, on voit comment le processus de l'établissement des chambres pronéphrétiques évolue pendant ces stades-ci.

1. L'embryon 5H (à 14 métamères) présente dans son système pronéphrétique un état de développement qui peut servir comme point de départ; cet état est encore plus ou moins comparable à celui des embryons de la série 4. Du côté gauche le processus est peu avancé : les néphrocèles I et II se sont mis en contact réciproque, de même que les néphrocèles V et VI, mais les mésomères restent encore distinctes. Du côté droit le processus est plus avancé et il correspond déjà à ce que l'on trouve représenté à la figure 8 par le dessin b. Le néphrocèle IV est le plus grand aussi bien du côté gauche que du côté droit. Du côté gauche une division entre un groupe antérieur de mésomères et un groupe postérieur se laisse reconnaître; mais du côté droit cette division se montre moins clairement.

2. L'embryon 7F (à 14 métamères) présente déjà clairement la division des mésomères en deux groupes et ceci pour les deux côtés. D'autre part les néphrocèles ne sont pas encore entrés en continuité avec la lumière dans le conduit pronéphrétique. Les néphrocèles I et VI sont moins étendus que chez l'embryon précédent. Le néphrocèle IV est le plus étendu de tous, mais le néphrocèle II s'indique également très bien.

3. L'embryon 6C (à 15 métamères) montre clairement des groupes antérieurs et postérieurs de mésomères. Les néphrocèles II et IV sont les plus reconnaissables. Cet embryon a été coupé horizontalement (en coupes de 8 μ) et laisse donc voir le conduit pronéphrétique sur une grande partie de sa longueur. Mais une dispersion des granules vitellins obscure légè-

rement les limites entre les structures. Il s'ensuit que KERR (1907, 1919) a cru pouvoir observer chez cet embryon un contact entre ce conduit pronéphrétique et les neuf mésomères antérieurs. Quoique cet auteur se soit rendu compte que son observation pouvait être illusoire, il a énoncé néanmoins que parfois neuf métamères participent à la formation du pronéphros des Polyptères !

4. L'embryon 5D (à 15 métamères) montre dans son pronéphros un état de développement qui est comparable à celui de la figure 8c : les néphrocèles y sont bien béants (surtout les néphrocèles II et IV) et ils sont en rapport avec la lumière du conduit pronéphrétique (excepté celui du mésomère VI). L'union réciproque entre les néphrocèles est plus avancée du côté droit que du côté gauche.

5. L'embryon 5B (à 15 métamères et avec un 16ᵉ métamère presque individualisé) montre clairement que l'union des néphrocèles est déjà bien avancée dans les groupes antérieurs. Contrairement à ce qui se présente chez la plupart des embryons, le côté gauche est plus avancé dans son développement que le côté droit.

6. Les embryons 5A, 5C, 5E, 5F, 6H et 7E (tous à 16 métamères) présentent l'état caractéristique où des chambres antérieures et postérieures sont en train de s'établir; la figure 8d est une représentation d'un tel stade. Des différences individuelles ne manquent pas d'exister parmi eux. Un de ces états anormaux avait déjà été décrit pour l'embryon 5A, qui montre un retard de ce processus pour le côté droit (fig. 4). Une autre irrégularité est le fait que le côté droit de l'embryon 5C n'accuse pas de participation de la part du mésomère VI. Chez l'embryon 7E les néphrocèles des mésomères I et VI n'entrent nullement dans cette participation. Il est remarquable que l'embryon 6H (tout comme 6E, qui est décrit plus loin) montre même une participation partielle du mésomère VII à l'établissement du conduit pronéphrétique; d'autre part le néphrocèle III du côté droit de cet embryon est retardé dans son processus d'intégration. Un retard pareil se présente d'ailleurs pour le même néphrocèle, mais du côté gauche, chez l'embryon 5F. D'autre part ce même néphrocèle III se montre être le participant le plus évolué chez l'embryon 5E.

7. L'embryon 5G (à 16 métamères et avec un 17ᵉ presque individualisé) présente un état qui dévie du développement normal : les néphrocèles y sont restés partiellement isolés l'un de l'autre. Un tel cas est figuré sous c' dans la figure 8).

8. L'embryon 6A (à 17 métamères) n'est pas typique non plus : le néphrocèle III ne s'est pas encore intégré dans la chambre antérieure ni du côté gauche, ni du côté droit. De plus, le néphrocèle I du côté droit n'y est pas intégré non plus, et il est même isolé des autres.

9. L'embryon 6D (à 17 métamères et avec un 18ᵉ en état avancé d'individualisation) est bien remarquable puisqu'il montre des différences de

développement dans plusieurs organes. Quant aux structures pronéphrétiques on remarque une différence nette entre les deux côtés (voir fig. 9). Du côté droit les néphrocèles sont restés indépendants l'un de l'autre et ils sont peu étendus (celui du VI ne se remarque même pas); ils sont même restés en communication avec leur myocèle correspondant. Du côté gauche une chambre antérieure s'est établie, mais sans participation du néphrocèle I; au lieu d'une chambre postérieure il y a des néphrocèles indépendants, dont celui de IV est le plus volumineux.

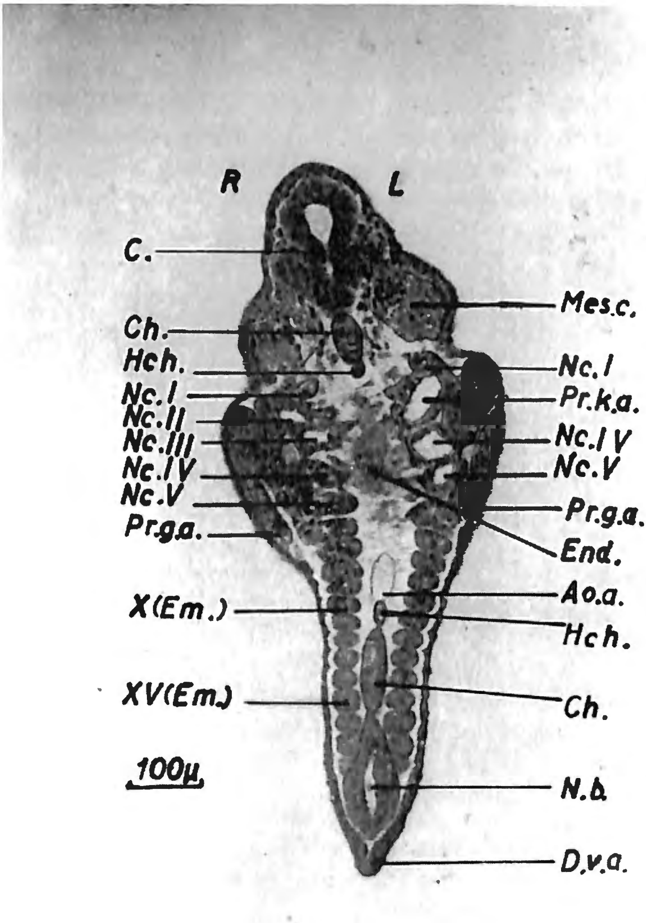


Fig. 9. — Coupe horizontale à travers l'embryon 6D. Les néphrocèles respectives sont indiquées selon le mésomère auquel ils appartiennent (Nc. I etc.). Des épimères se trouvent également indiqués : X(Em.), XV(Em.). — L : côté gauche — R : côté droit — Ao.a. : ébauche de l'aorte. — C. : ébauche du cerveau — Ch. : chorde dorsale — D.v.a. : ébauche de la nageoire dorsale — End. : endoderme intestinal — Hch. :hypochorde — Mes.c. : mésoderme céphalique — N.b. : tube neural — Pr.g.a. : ébauche du conduit pronéphrétique — Pr.k.a. : ébauche de la chambre pronéphrétique.

10. L'embryon 6E (à 19 métamères) n'est pas si avancé que ce qu'on pourrait attendre. Sa chambre postérieure est tout juste en train de se former. La figure 6 laisse voir ce processus pour le côté droit. On y voit que le mésomère VI ne participe pas à la formation de cette chambre postérieure, quoique sa partie latérale soit reliée à la masse qui est en train de se transformer en conduit pronéphrétique. La participation du mésomère I à la formation de la chambre antérieure est fort réduite : du côté gauche son néphrocèle est une petite cavité, qui est à peine en relation avec cette chambre, du côté droit cette cavité n'est représentée que par une fente. Cet embryon présente également le fait accidentel que les mésomères VII sont en continuité avec le tissu du conduit pronéphrétique du côté correspondant sans toutefois établir une vraie communication avec celui-ci (pas visible dans la fig. 6).

11. L'embryon 6G (21 métamères - *) est fort intéressant. Son système pronéphrétique est représenté à la figure 10. Le côté gauche de cet embryon a une chambre antérieure et une chambre postérieure. Ceci représente plus ou moins l'état achevé de transformation (comparer à la fig. 8e). On remarque cependant que le mésomère VI n'a pas participé à la formation de cette dernière chambre et qu'il est resté isolé. Mais du côté droit le développement a été plutôt anormal : quoique les néphrocèles se soient étendus, leurs parois n'ont pas subi la régression, ce qui a eu comme

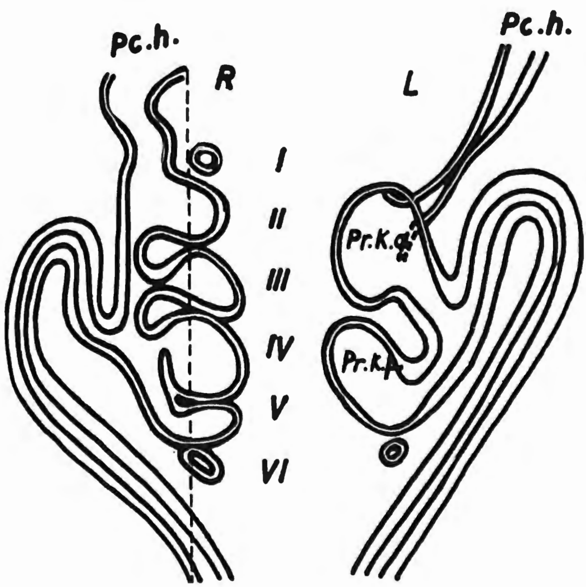


Fig. 10. — Schéma des structures pronéphrétiques de l'embryon 6G. — L : côté gauche — R : côté droit — Pc.h. : cavité péricardique — Pr.k.a. : chambre pronéphrétique antérieure — Pr.k.p. : chambre pronéphrétique postérieure — La ligne indique le plan de la section que KERR a représentée (1907, fig. 61).

(*) Selon KERR il en montre 20.

conséquence que six néphrocèles successifs y subsistent. Puisque cette larve avait été coupée sagittallement, plusieurs sections peuvent donner des images surprenantes. La section qui coïncide avec la ligne pointillée de la figure 10 est celle que KERR a figurée dans ses travaux (1907, fig. 61; 1919, fig. 127) : on voit dans sa figure les néphrocèles II, III, IV et V sous forme de chambres indépendantes à paroi aplatie. Malheureusement KERR a cru voir dans une telle image un stade normal dans le développement du pronéphros; il en a conclu que la présence de quatre chambres pronéphrétiques serait un fait normal à un tel stade de développement.

12. L'embryon 9A (à 21 métamères) montre un cas semblable. Le pronéphros gauche possède une chambre antérieure et une chambre postérieure, ce qui est l'état normal. Le pronéphros droit est représenté par six vésicules, dont les deux premiers sont encore attachés à leur épimère; les vésicules III et VI sont même indépendants du conduit pronéphrétique.

A titre complémentaire il est bon de signaler que plusieurs embryons des séries 7 et 8 (embryons à plus de 20 métamères) montrent un développement auquel on pourrait s'attendre, c'est-à-dire ils montrent une chambre antérieure et une chambre postérieure des deux côtés. Ces embryons possèdent également les premiers vaisseaux sanguins (voir DE SMET, 1969). Leur système pronéphrétique sera traité dans le chapitre suivant.

En conclusion on peut dire que chez les Polyptères la façon normale du développement des chambres pronéphrétiques est celui qui consiste dans l'union de deux ou de trois mésomères, dans ce sens que de chaque côté les mésomères (I), II et III forment une chambre antérieure et les mésomères IV et V (et VI et éventuellement VII) forment une chambre postérieure. La partie latérale de chaque groupe de mésomères participe à la formation d'un tube. Le rôle des mésomères II et IV semble être prépondérant. L'opinion de KERR, qui fait dériver les chambres pronéphrétiques des mésomères II et V n'est pas justifiée. Egalement son idée que 5, 7 ou 9 métamères participeraient à la formation du pronéphros, ne peut être soutenue après les recherches comparatives qui viennent d'être décrites ici.

B. L'apparition de chambres pronéphrétiques

a) Les processus de transformation

Il ressort du chapitre précédent que chez la plupart des embryons à 20 métamères des chambres pronéphrétiques se sont bel et bien établies. Ces chambres s'y présentent comme des vésicules vides, à paroi aplatie; elles se trouvent placées entre les premiers segments musculaires d'une part et l'endoderme de la masse vitelline d'autre part; les chambres d'un côté sont séparées de celles de l'autre côté par l'ébauche de l'aorte. La chambre antérieure est en rapport avec la cavité péricardique embryonnaire, c'est-à-dire avec la cavité qui s'était établie dans la partie antérieure de la zone

hypomérique; la chambre postérieure n'a aucun rapport avec une cavité hypomérique (*). Latéralement chaque chambre débouche dans un tube court, qui aboutit au conduit pronéphrétique. Des liquides qui seraient exsudés dans les chambres peuvent donc être évacués à l'extérieur par l'intermédiaire des conduits pronéphrétiques; de même les liquides de la cavité péricardique peuvent passer à l'extérieur grâce au rapport que cette cavité a conservé avec celles des chambres antérieures des deux côtés.

La transformation de mésomères en chambres s'était opérée dans un assez court délai (12 à 18 heures) et avait mené à la formation de structures qui puissent avoir une fonction excrétrice. Elle est suivie d'autres transformations qui se déroulent plus lentement (70 à 100 heures), mais dont l'intérêt fonctionnel est plus grand.

En effet, quatre transformations vont se manifester dans les stades suivants : d'abord la chambre antérieure et la chambre postérieure du même côté vont se réunir et vont former une chambre unique; puis des expansions glomérulaires vont y apparaître. Ces deux processus se passent plus ou moins de concert et s'influencent mutuellement : l'existence d'une chambre réunie permet l'extension du glomérule, mais la traction du glomérule sur la paroi contribue au processus de l'unification. Une troisième transformation qui se fera sentir en même temps est le déplacement des chambres des deux côtés vers le plan médian. Une quatrième, qui y suit de bien près, est la rotation de ces chambres.

Ces phénomènes nécessitent un peu plus d'explication.

1. Le processus de l'unification des chambres est le premier à se manifester. Il a été représenté schématiquement à la figure 11. On en voit les premières indications chez les embryons 8A (âgé de 63 heures,

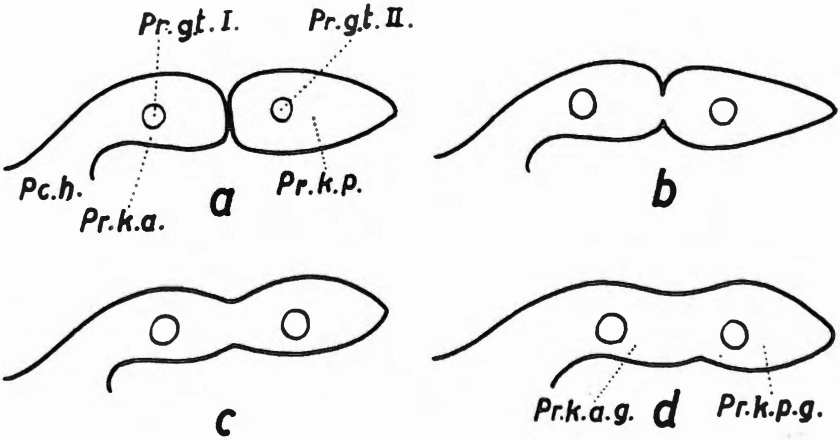


Fig. 11. — Schéma représentant des stades de l'union de la chambre postérieure (Pr.k.p.) avec la chambre antérieure (Pr.k.a.). Les cercles indiquent l'ouverture du tube pronéphrétique antérieur (Pr.g.t. I) et du tube pronéphrétique postérieur (Pr.g.t. II).

(*) La façon selon laquelle ces rapports se sont établis, est décrite dans l'étude sur les cavités mésodermiques, DE SMET, 1975 a.

long de 2,1 mm, et ayant probablement une 25-aine de métamères) et 9B (âgé de 75 heures, long de 2,3 mm et ayant 31 métamères) : les chambres du côté gauche se touchent sur une assez grande surface et une petite perforation de leur paroi commune est indéniable. Chez l'embryon 9E (âgé de 75 heures, long de 2,7 mm et possédant probablement une 38-aine de métamères), le processus est déjà plus avancé : les chambres du côté gauche montrent une communication réciproque qui est déjà bien ouverte. Chez les embryons de la série 10 (âgés de 89 heures, longs entre 3,2 mm et 3,7 mm, et ayant une 30-aine à 40-aine de métamères) plusieurs cas de communication plus ou moins béante se manifestent. Les spécimens de la série 11 (âgés de 115 heures et ayant quitté la coque embryonnaire, étant longs d'au moins 3,3 mm et ayant une 40-aine de métamères) présentent généralement des chambres partiellement réunies (pour autant qu'il n'y ait pas d'anomalies du système pronéphrétique); pourtant il y a des exceptions, par exemple le spécimen 11A, dont la reconstruction graphique des chambres pronéphrétiques se trouve à la figure 12. La même chose vaut pour les spécimens des séries 12, 13 et 14 (qui représentent des ensembles de spécimens d'un âge de 140 à 145 heures, et qui sont pour la plupart des sujets anormaux) : l'unification des chambres y est souvent un fait accompli.

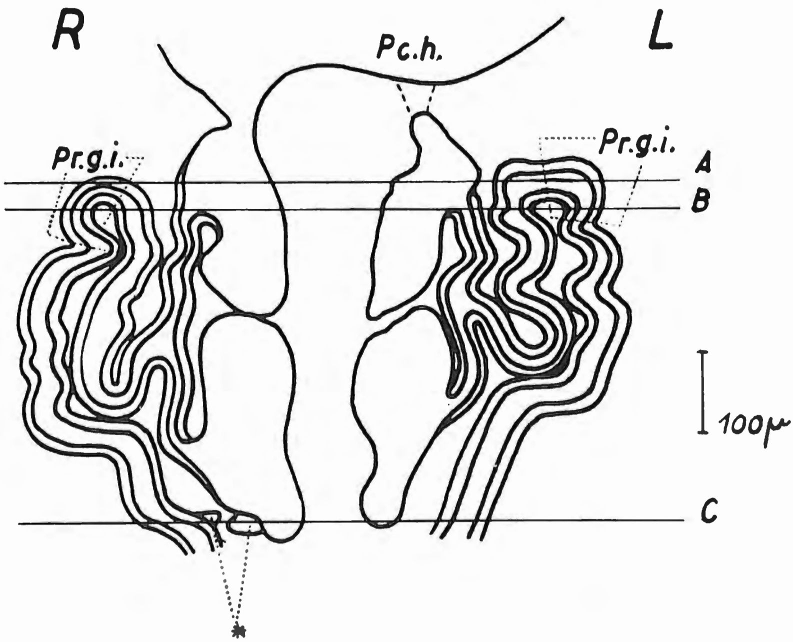


Fig. 12. — Reconstruction graphique des structures pronéphrétiques de la larve 11A, vues du côté ventral. — L : côté gauche — R : côté droit. — Pc.h. : cavité péricardique — Pr.g.i. : segment intermédiaire du conduit pronéphrétique — * : structure épithéliale anormale (voir dans le texte, p. 32). — La ligne A représente la section de la fig. 13, la ligne B celle de la fig. 14, la ligne C celle de la fig. 15.

2. L'autre processus, celui de l'apparition de structures glomérulaires, est surtout caractéristique pour les spécimens qui sont déjà éclos (c'est d'ailleurs chez eux que KERR le décrit); mais il peut déjà se manifester légèrement chez ceux de l'état embryonnaire. Ainsi l'embryon 10E (qui est âgé de 89 heures et long de 3,7 mm) en est un exemple : des plissements irréguliers de la paroi médiale et de la paroi ventrale des chambres en sont des indications manifestes. Mais c'est surtout chez les spécimens des séries 11, 12, 13 et 14 (qui représentent les premiers stades de la vie larvaire) que le processus se fait observer. La larve 11A (3,3 mm) en est un bon exemple : quoique ses chambres ne montrent pas encore les premières traces de communication réciproque (voir fig. 12), des plissements de la paroi se dessinent déjà dans les chambres antérieures (figs. 13 et 14) et postérieures (fig. 15). Ces plissements sont surtout causées par la présence d'assez grandes cellules, qui sont riches en vitellus et en pigment, et qui se nichent sous la paroi de la chambre et y causent une insinuation. En examinant l'aorte on remarque qu'elle émet des branches insignificatives au niveau des métamères II et IV, (voir la fig. 2 dans l'étude sur le système veineux : DE SMET, 1969).

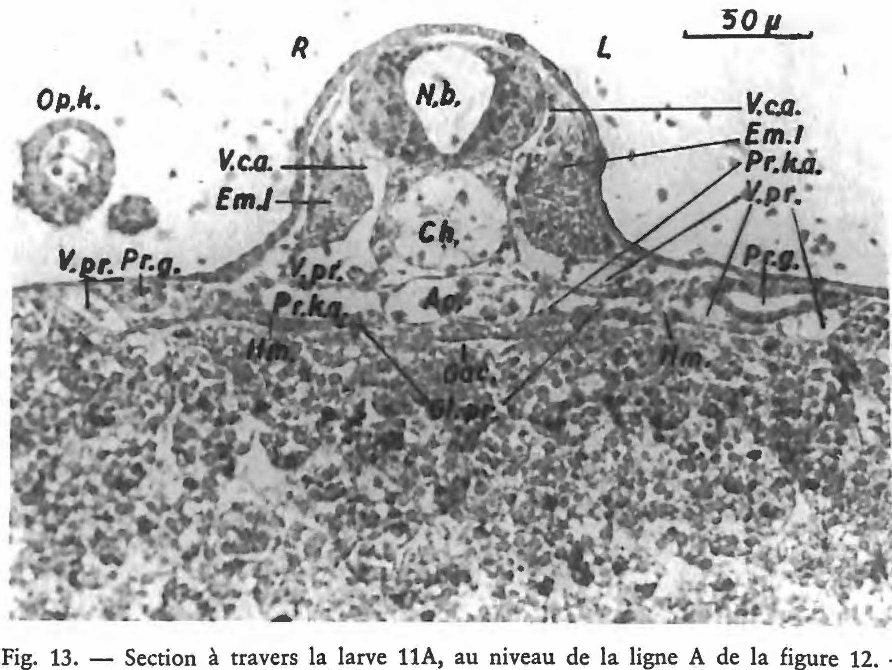


Fig. 13. — Section à travers la larve 11A, au niveau de la ligne A de la figure 12. — L : côté gauche — R : côté droit — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Em. I : épimère du métamère I — Gac. : gastrocèle — Gl.pr. : glomérule du pronéphros (ébauche) — Hm. : hypomère — N.b. : tube neural — Op.k. : branchie operculaire — Pr.g. : conduit pronéphrétique — Pr.k.a. : chambre pronéphrétique antérieure — V.c.a. : veine cardinale antérieure — V.pr. : veine du réseau pronéphrétique.

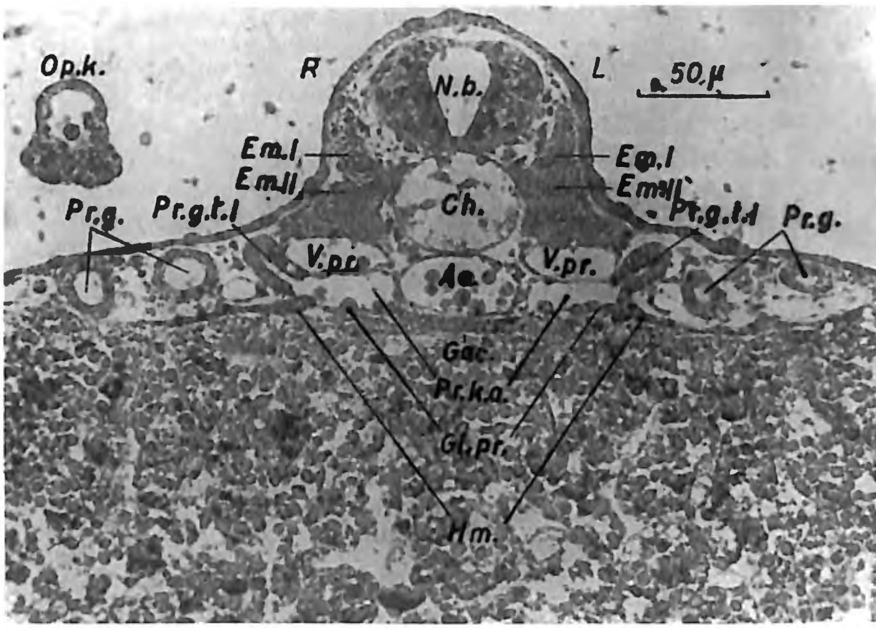


Fig. 14. — Section à travers la larve 11A au niveau de la ligne B de la figure 12. — Mêmes indications que dans la figure précédente. — Pr.g.t. I : tube antérieur pronéphrétique.

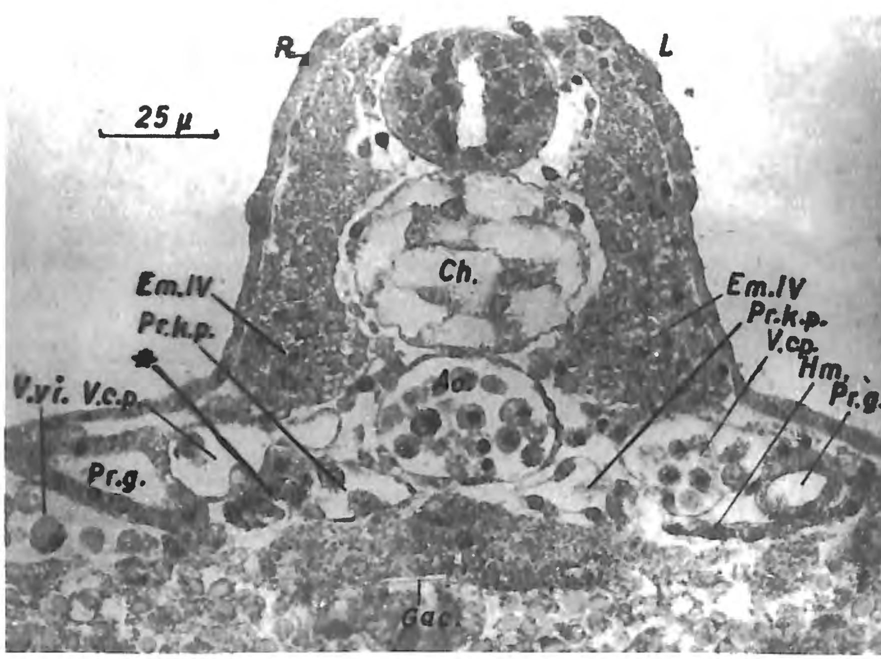


Fig. 15. — Section à travers la larve 11A au niveau de la linge C de la figure 12. — Mêmes indications que dans les deux figures précédentes. — V.c.p. : veine cardinale postérieure — V.vi : veine vitelline — * : structure épithéliale anormale (voir dans le texte).

Dans des stades plus avancés, représentés surtout par des spécimens des séries 12 et 13, on remarque l'augmentation du nombre de ces grandes cellules et la présence de vrais mélanophores. Leur ensemble se dessine comme une masse qui fait protrusion dans la chambre, on y remarque la présence de capillaires, circonscrites par des cellules endothéliales. Mais on ne peut pas distinguer le parcours complet de telles capillaires, ni leurs connexions avec les branches qui quittent l'aorte. Il n'est donc pas clair d'où viennent les premières cellules glomérulaires ou les premiers capillaires.

Il faut signaler que des formations glomérulaires apparaissent également sur les autres parois des chambres, mais n'avancent pas fort en développement et peuvent disparaître si elles ne sont pas englouties par un ensemble glomérulaire plus médial.

Bientôt une masse cellulaire, riche en capillaires et en pigment, occupe l'intérieur de la chambre, aussi bien sa partie antérieure (provenant de la chambre antérieure) que sa partie postérieure (provenant de la chambre postérieure). Cette masse est attachée surtout à la paroi ventrale, mais elle touche aussi aux autres parois. On peut accepter que la traction de cette masse contribue au processus de l'unification des chambres; celle-ci se développe d'ailleurs de façon accélérée à ces stades-ci.

3. Le troisième processus, celui du déplacement des chambres pronéphrétiques vers le plan médian, est une conséquence de la concentration générale des structures vers ce plan. Ce processus général se manifeste à la suite de la diminution de la masse vitelline et il s'opère relativement vite au début de la vie larvaire. En effet, le corps de la larve s'allonge maintenant en sens ventral et s'applatit en sens transversal. L'allongement dorso-ventral produit un éloignement entre l'aorte et l'endoderme et l'aplatissement transversal provoque des chambres pronéphrétiques qui vont occuper la place entre ces deux structures. Une illustration de cette diminution de distance entre les chambres des deux côtés se remarque d'ailleurs dans une comparaison de la reconstruction graphique des chambres de la larve 11A (fig. 12) avec celle de la larve 13D (fig. 6). A des stades plus avancés, comme par exemple celui de la larve 17 (qui est âgée de 5 jours, longue de 5,5 mm et ayant un nombre complet de métamères) les chambres pronéphrétiques des deux côtés se touchent complètement (fig. 25).

4. Cette approximation entre les chambres des deux côtés va de concert avec une rotation de leur axe longitudinale : leur paroi ventrale devient de plus en plus médiale. C'est probablement un effet mécanique qui entre en jeu ici lorsque les chambres des deux côtés s'approchent l'une de l'autre. Au cours de ce processus, les vaisseaux sanguins, qui atteignaient la paroi ventrale de la chambre, se raccourcissent. L'irrigation se fera donc dorénavant par la paroi médiale. Il est donc clair que le glomérule, qui était d'abord surtout une expansion de la paroi ventrale, devient dorénavant une expansion de la paroi médiale.

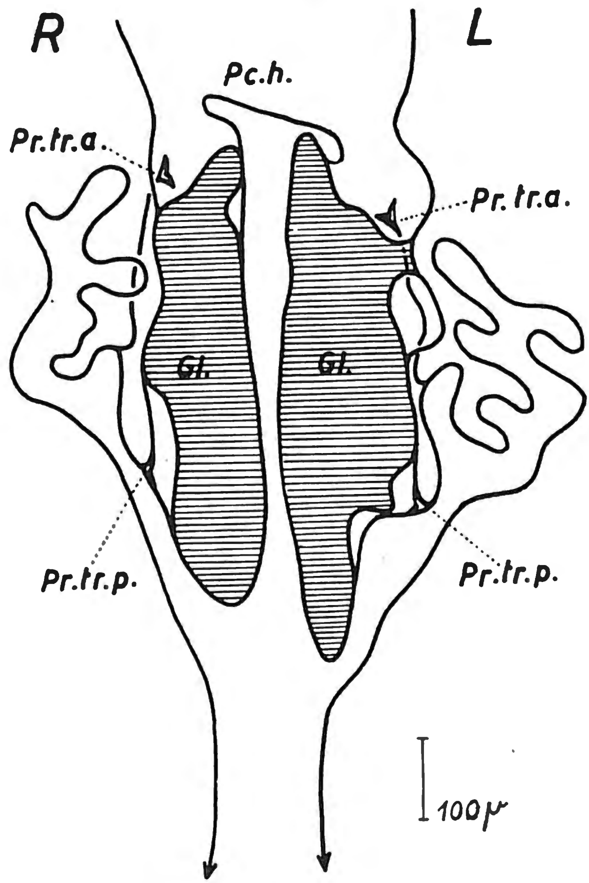


Fig. 16. — Reconstruction graphique du pronéphros de la larve 13D, vu du côté ventral — Notez que les conduits et les tubes ne sont indiqués que par leur lumière. — L : côté gauche — R : côté droit — Gl. : glomérule — Pc.h. : cavité péricardique — Pr.tr.a. : entonnoir du tube antérieur — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur.

b) Aspects de ces structures pronéphrétiques chez quelques spécimens

Afin d'illustrer les transformations décrites dans le paragraphe précédent, les structures pronéphrétiques de plusieurs spécimens de ces stades-ci seront signalées ici (spécimens des séries 8 à 14).

Tout comme dans les stades précédents les anomalies ne sont point rares parmi eux. Cela se comprend bien lorsqu'on prend en considération le développement anormal qui pouvait se présenter dans ces stades précédents. En effet, il avait été décrit dans les paragraphes sur la formation des chambres pronéphrétiques que normalement les mésomères (I), II et III contribuaient à la formation d'une chambre antérieure et les mésomères IV, V (et VI) à celle d'une chambre postérieure, et que bon

nombre d'anomalies pouvaient se présenter. De telles anomalies peuvent subsister et s'enchevêtrer avec les processus d'unification, de glomérulisation, de concentration et de rotation, et ils peuvent donc provoquer des dispositions inattendues. Il ne faut d'ailleurs pas perdre de vue que l'état des spécimens des séries 12 (larves malades), 13 (larves mourantes) et 14 (larves mortes) laisse présumer que des anomalies dans le pronéphros soient une des causes de la mort d'un nombre excessif de spécimens. L'extension édématique du pronéphros de plusieurs spécimens parmi eux en est d'ailleurs un exemple clair.

L'embryon 8A (âgé de 63 heures et long de 2,1 mm) montre des structures normales du côté gauche (celles-ci ayant été décrites plus haut); mais du côté droit il y a 4 chambrettes (correspondant aux mésomères I-II, III, IV et V) et 3 branches du conduit pronéphrétique.

L'embryon 9C (âgé de 75 heures et ayant 28 métamères) est si remarquable dans ses anomalies qu'il valait la peine de faire une reconstruction en perspective des cavités de son ensemble pronéphrétique et de sa cavité péricardique (fig. 17). Du côté droit de cet embryon (indiqué par R dans la figure) les deux chambres se sont déjà réunies complètement en un ensemble, qui montre une extension édématique; deux tubes en partent vers le conduit pronéphrétique et une extension anormale (« b »

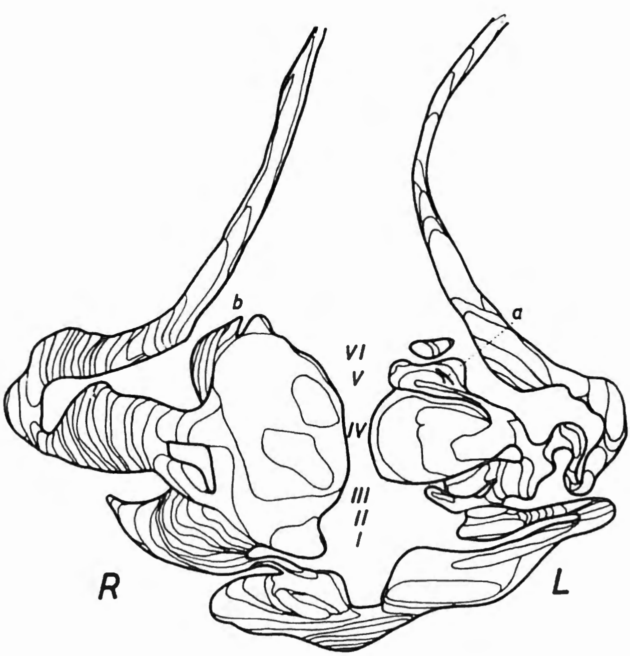


Fig. 17. — Reconstruction en perspective des cavités du péricarde, des chambres pronéphrétiques, des mésomères et des conduits pronéphrétiques de l'embryon 9C (embryon anormal), vus du côté dorsal. — L : côté gauche — R : côté droit — I-VI : indication de la situation des métamères respectifs — a : structure épithéliale qui se dirige vers le néphrocèle du mésomère VI — b : extension de la cavité de la chambre.

dans la fig 17) se dessine dans sa partie postérieure. Du côté gauche les 6 néphrocèles sont restés indépendants. Parmi eux le néphrocèle IV est excessivement étendu. Le néphrocèle I est fort relié au néphrocèle II et à la cavité péricardique. Le néphrocèle VI a perdu (ou n'a jamais eu ?) la continuité avec la lumière du conduit pronéphrétique, malgré que cette lumière se dirige vers lui (indiqué par « a » dans la fig. 17).

Les embryons 9A et 9E montrent des dispositions normales pour le côté gauche; celles de 9A se voient en reconstruction perspective à la figure 18. Les chambres du côté droit de 9E sont aplaties, peut-être à cause d'une extension anormale des vaisseaux sanguins environnants. Le pronéphros droit de 9E est représenté par 6 vésicules irrégulières, dont celles qui correspondent aux mésomères III et VI ne sont pas en rapport avec le conduit pronéphrétique.

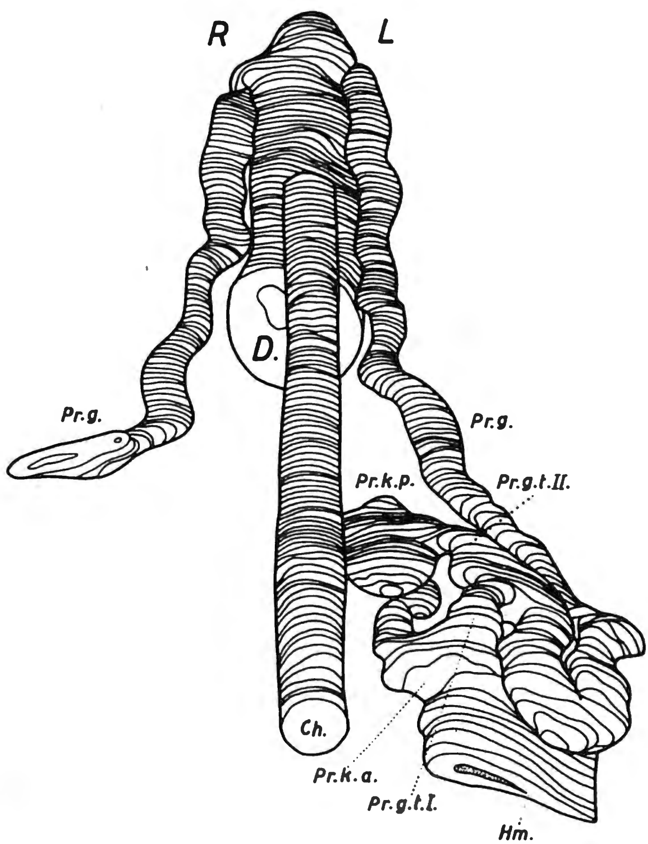


Fig. 18. — Reconstruction en perspective de quelques organes de l'embryon 9A, vus du côté dorsal. — L : côté gauche — R : côté droit — Ch. : chorde dorsale — D. : intestin — Hm : hypomère — Pr.g. : conduit pronéphrétique — Pr.g.t. I : tube antérieur — Pr.g.t. II : tube postérieur — Pr.k.a. : chambre antérieure — Pr.k.p. : chambre postérieure.

Les larves 12C et 13B ont le pronéphros du côté droit normal. Celui du côté gauche consiste en une seule chambre dans laquelle se retrouvent des parois perforées de plusieurs mésomères. Chez la larve 13B il y a ainsi 6 chambrettes, chez la larve 12C il y en a 5 (une chambrette qui correspondrait à celle du mésomère VI est restée isolée). On peut s'imaginer que dans ces cas le processus s'est développé selon la façon qui est représentée à la figure 8 par les dessins « c » et « d » et que les parois entre les cavités ne sont perforées pendant le développement des glomérules.

Une autre anomalie consiste dans une isolation d'une partie postérieure (correspondant au néphrocèle III) de la chambre antérieure et un arrêt concomitant dans le processus de l'union des chambres. Elle se remarque du côté gauche des embryons 10D (3,4 mm), et 10E (3,7 mm) et du côté droit de l'embryon 10B (3,6 mm). Chez la larve 12B ce même phénomène se présente des deux côtés, mais de la façon la plus prononcée du côté droit. Ce spécimen présente d'ailleurs un phénomène analogue pour le néphrocèle VI; celui-ci est resté isolé, surtout du côté gauche.

Les larves 12C, 13D et 13G montrent des exemples remarquable d'expansion édématique des chambres et des conduits pronéphrétiques. La larve 13C se fait remarquer par la présence de chambrettes isolées, qui correspondent probablement aux mésomères VI; celle de gauche est même fort étendue (diamètre de 130 μ !).

La larve 14A, quoique n'étant pas édématique, présente une chambrette isolée dans les pronéphros de son côté gauche. Le tube postérieur du pronéphros droit occupe une position anormale, étant situé nettement à un niveau caudal. Dans ses chambres le glomérule n'est pas venu à développement.

C. Les conduits pronéphrétiques

N o t e i n t r o d u c t i v e : Les conduits pronéphrétiques des Polyptères sont des structures dont le développement est intimement lié à celui des chambres pronéphrétiques. Ils sont au nombre de deux, un de chaque côté du corps. Leurs ébauches apparaissent de bonne heure sur les parties latérales des mésomères antérieurs et se prolongent alors en sens postérieur. Dès que la pointe postérieure de l'ébauche a atteint la région anale et dès que des lumières continues se sont établies sur toute la longueur, une telle structure représente une voie de communication entre les cavités mésodermiques (antérieures) et l'extérieur.

Dans les stades larvaires les conduits pronéphrétiques deviennent des organes volumineux, surtout à cause du nombre de circonvolutions qu'ils décrivent dans la région antérieure. Pendant ces mêmes stades les néphrons de l'opisthonephros se mettent en communication avec eux. Après la dégénérescence du pronéphros ces conduits persisteront chez les Polyptères comme les canaux excréteurs de l'opisthonephros; ils ne participeront pas

à l'évacuation des produits génitaux et ne seront pas doublés par d'autres conduits servant à l'évacuation de l'urine. Il n'est donc pas recommandé d'employer le terme de « canaux de Wolff » pour ces conduits chez les Polyptères.

a) Le conduit pronéphrétique pendant les stades embryonnaires

Les détails sur l'origine de l'ébauche du conduit pronéphrétique des Polyptères ont déjà été décrits dans l'étude sur les premiers stades du développement du mésoderme. Il suffit de rappeler ici que les mésomères des métamères I à VI (et éventuellement VII) ont contribué à la formation de cette ébauche par des cellules de leur paroi latérale. L'ébauche s'est allongée en direction postérieure sous forme d'une bande cellulaire et a atteint la région anale avant que celle-là ne soit déplacée par l'extension du corps post-vitelin (pour plus de détails sur cette communication avec la région anale, voyez la publication sur le développement du cloaque). Des cavités isolées sont apparues entre les cellules de l'ébauche et elles ont contribué à l'établissement d'une lumière continue qui reliera bientôt les néphrocèles à la cavité cloacale.

Au moment où les mésomères vont se transformer en chambres pronéphrétiques, le conduit pronéphrétique se présente donc comme un tube assez volumineux, constitué de plusieurs couches de cellules polyédriques autour d'une lumière peu définie. Son cours est un peu incliné par rapport au plan horizontal (voyez un cas semblable, quoique moins évolué, à la fig. 1). Dans la région antérieure il est volumineux et il y cause une élévation du contour de l'embryon (fig. 2). Dans la région des métamères antérieures, le conduit s'épanouit en six branches, qui s'intègrent dans un nombre correspondant de mésomères (voyez les figs. 1, 2 et 8). La lumière du conduit est en continuité avec les néphrocèles de ces derniers. Puisque les néphrocèles des mésomères II et IV se sont montrés être plus grands que les autres, la lumière se continue donc surtout dans ces deux-là, laissant les autres néphrocèles plutôt comme leurs tributaires. Ainsi se trouve déjà indiqué un phénomène du développement ultérieur. En effet, tel qu'il a été décrit plus haut, la chambre antérieure naîtra surtout du néphrocèle II, la chambre postérieure du néphrocèle IV.

Or, le modèlement qui s'exerce par la transformation des mésomères en une seule chambre (et qui a été décrit dans le chapitre précédent) transformera la paroi latérale de plusieurs mésomères en une structure à forme d'entonnoir large : les parois des mésomères (I), II et III sont compris dans le modèlement qui mène à la formation d'un large entonnoir antérieur, tandis que celles des mésomères IV, V (et VI) mènent à la formation d'un entonnoir similaire postérieur. Des images de cette transformation se remarquent d'ailleurs aux figures 3, 5, 7 et 8c.

Dès que les chambres pronéphrétiques se sont établies, on les voit reliées au conduit pronéphrétique par des structures qui sont en train de se

transformer en tubes courts, dans lesquels une couche épithéliale monostratifiée circonscrit la lumière (fig. 8d). On distingue dès lors de chaque côté du corps un tube antérieur et un tube postérieur, tous les deux reliant leur chambre respective au conduit pronéphrétique.

Le conduit pronéphrétique lui-même se transforme pendant ces stades-là en une configuration dans laquelle une couche épithéliale monostratifiée circonscrit la lumière. Vu le grand nombre de cellules qui avaient constitué l'ébauche, cette transformation doit se traduire par un allongement considérable du conduit. Dès que la pointe postérieure de l'ébauche s'est fixée dans l'endoderme anal (embryons de la série 4, âgés de 33 heures), cet allongement va se manifester par des plis dans la masse du conduit.

Un premier pli se dessine dans sa partie antérieure lors de la transformation des mésomères en chambres pronéphrétiques (décrit plus haut). Ce premier pli est fort serré puisque le conduit dispose de peu de place entre les mésomères et l'épiderme; sa courbe est donc fort prononcée. Cette courbe est toujours dirigée vers l'avant (fig. 8e). Une fente se manifeste donc entre ce qui est le bras intérieur de cette courbe et le bras extérieur (fig. 19b). Ceci pourrait provoquer l'idée que la masse du

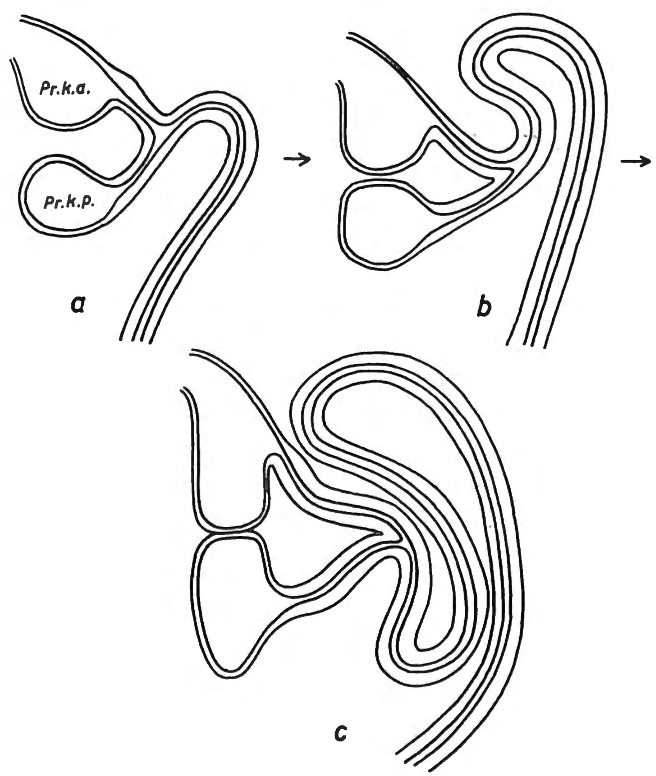


Fig. 19. — Schéma de l'établissement des courbes dans le conduit pronéphrétique. — Pr.k.a. : chambre pronéphrétique antérieure — Pr.k.p. : chambre pronéphrétique postérieure.

conduit serait coupée en deux par un phénomène peu défini; c'est d'ailleurs comme cela que KERR avait décrit ce phénomène (KERR, 1907, p. 244).

Dans les stades embryonnaires suivants, lorsque le conduit s'est aminci davantage, la courbe devient moins accentuée, mais elle se laisse toujours bien distinguer (fig. 18). Pendant la vie larvaire d'autres plis ne tarderont pas à faire leur apparition et à provoquer une tout autre configuration.

b) Le conduit pronéphrétique pendant les premiers stades de la vie larvaire

Au début de la vie larvaire l'allongement continuel du conduit pronéphrétique provoque l'existence d'un deuxième pli. Celui-ci a sa courbe dirigée vers l'arrière. Il est situé entre la chambre et la branche extérieure du premier pli (figs. 12, 19c). Ces deux premières circonvolutions du tube pronéphrétique restent situées dans le même plan horizontal que celui des chambres pronéphrétiques; elles se trouvent à côté de ces chambres, au-dessus des hypomères. Elles causent d'ailleurs un léger soulèvement de la région pronéphrétique par rapport au contour général de l'embryon (voir fig. 13). Des vaisseaux sanguins du réseau veineux pronéphrétique se développent entre eux (voyez plus de détails sur ce réseau dans l'étude sur le système veineux, DE SMET, 1969, et sa fig. 2).

Lorsque la masse vitelline s'est diminuée davantage et lorsque le tronc s'est soulevé au-dessus d'elle, les conduits pronéphrétiques disposent de plus d'espace pour une expansion de leurs circonvolutions. Ainsi on voit que chez des spécimens à plus de 50 métamères des plis irréguliers commencent à se dessiner. La larve 13D (ayant 51 métamères), dont le pronéphros a été reconstruit à la figure 16 en est un bon exemple. Ces nouvelles circonvolutions se glissent maintenant en-dessous et au-dessus des précédents, sans aucune régularité. Un bon nombre de vaisseaux veineux constituent entre elles un réseau sanguin pronéphrétique, qui est le précurseur du sinus pronéphrétique des stades suivants. Bientôt ces circonvolutions constitueront le complexe remarquable, qui est si caractéristique pour des larves plus avancées et qui sera décrit dans les chapitres suivants.

Derrière le pronéphros le conduit a un cours assez droit. Il s'allonge au fur et à mesure que le cloaque se déplace vers l'arrière. Il est cotoyé par une veine cardinale postérieure ou par ce qui résulte de la fusion des veines cardinales postérieures des deux côtés (DE SMET, 1969, planche I : a et c). Une fonction excrétrice de cette partie postérieure est probable, elle a d'ailleurs déjà été décrite chez plusieurs autres poissons (ARMSTRONG).

c) L'épithélium des conduits pronéphrétiques

Dès que l'épithélium des conduits est devenu monostratifié, une différence s'y dessine. Même des embryons ayant une 20-aine de métamères,

tel que 7H (long de 2,1 mm et âgé de 51 heures), laissent déjà distinguer une région à cellules cubiques (dans les tubes), une autre à cellules plus prismatiques et une troisième dont les cellules sont de forme cubique et dont la lumière est plus grande que dans la première région.

Une larve fraîchement éclose, telle que la larve 11A (longue de 3,3 mm et âgée de 115 heures), laisse distinguer une disposition déjà plus différente, qui est indiquée dans la reconstruction graphique de son pronéphros (fig. 12) : d'abord il y a (dans les tubes) des cellules cubiques à cils, puis (également dans les tubes mais aussi dans le pli postérieur) des cellules prismatiques, puis (dans la courbe du pli antérieur) des cellules cubiques autour d'une lumière plus mince, puis (dans la partie qui se dirige vers le cloaque) des cellules plus prismatiques.

Chez des larves plus avancées ces différences vont se prononcer : surtout la région de la courbe du pli antérieur va se faire distinguer par la présence d'un épithélium à petites cellules, qui sont riches en pigment. La région qui y fait suite se fera remarquer par l'apparition de stries parallèles dans les cellules.

Chez les larves des stades suivants on distingue dans l'ensemble des deux tubes et du conduit pronéphrétique : 1) une partie mince qui consiste en petites cellules ciliées, riches en mélanine; cette partie représente la transition entre la chambre pronéphrétique et la partie distale du tube (ceci vaut aussi bien pour le tube antérieur que pour le tube postérieur) et elle représente un collet; 2) une partie à cellules cylindriques : elle se retrouve dans les parties postérieures des tubes et dans la partie initiale du conduit pronéphrétique, et elle correspond à un segment proximal; 3) une partie plus mince qui consiste en cellules aplaties et ciliées, riches en mélanine; elle se trouve dans la courbe antérieure du conduit et elle correspond à un segment intermédiaire; 4) une partie à cellules prismatiques, qui contiennent une striation parallèle; elle commence après la courbe antérieure et s'étend jusqu'à peu près le niveau des métamères X à XII; elle correspond à un segment distal; 5) une partie, à cellules peu différenciées, s'étend jusqu'au cloaque; plus tard les néphrons de l'opisthonéphros y déboucheront; localement des concentrations de mélanine peuvent se présenter dans son épithélium, sans qu'il y ait une régularité dans ce phénomène.

Ainsi s'est établi le plan qui se retrouvera chez les larves plus avancées; mais chez ces dernières la distinction de ces segments respectifs est fort encombrée par le grand nombre de circonvolutions que le conduit pronéphrétique y présente.

d) Anomalies du conduit pronéphrétique

Il est évident que les conduits pronéphrétiques et leurs tubes ne se modèlent pas toujours selon la façon qui vient d'être décrite. Vu le grand nombre d'irrégularités qui peuvent se présenter pendant la transformation

des mésomères antérieurs en chambres pronéphrétiques, on ne peut être surpris que les parties latérales de ces mésomères puissent subir quelques modifications inattendues.

Rappelons d'abord que selon KERR le nombre de mésomères, qui se rallient au conduit pronéphrétique, serait de cinq, sept ou neuf. Or, les observations décrites dans le chapitre précédent, ne répondent pas à cette assertion et elles indiquent plutôt une participation de six mésomères. En effet, le nombre de neuf est dû à une erreur d'observation chez l'embryon 6C, tel qu'il a déjà été signalé plus haut (p. 15). Le nombre de sept est tout à fait inhabituel et ne s'est rencontré que chez deux embryons (6H et 6E); chez eux le septième mésomère envoie en effet une extension latérale au conduit pronéphrétique. Le nombre de cinq se rencontre assez généralement, mais il représente plutôt une limitation des possibilités qui existent normalement dans six métamères.

Puisque de chaque côté du corps les parties latérales de six mésomères se transforment en un ensemble de deux tubes, des irrégularités peuvent se passer facilement. Voici quelques exemples de telles anomalies :

1. Du côté gauche de l'embryon 6E (âgé de 45 heures et ayant 19 métamères) le tube antérieur émet une extension particulière vers le mésomère III, quoique le néphrocèle de celui-là débouche dans ce tube par la lumière générale.

2. Du côté droit de l'embryon 8A (âgé de 63 heures et long de 2,1 mm) le conduit pronéphrétique présente trois tubes au lieu de deux. Le premier tube se dirige vers une chambre, qui est constituée par le mésomère II (avec participation du mésomère I), le deuxième vers une chambre qui est probablement reliée à la précédente et qui semble correspondre au mésomère III, le troisième vers une chambre qui semble correspondre au mésomère IV. Le mésomère V n'a pas de rapport avec le conduit et le mésomère VI n'existe pas sous forme de masse cellulaire à lumière limitée.

3. Du côté droit de l'embryon 9A (âgé de 75 heures, long de 2,1 mm et ayant 21 métamères) le tube antérieur est relié à des chambrettes qui proviennent des mésomères I et II et le tube postérieur à d'autres qui proviennent des mésomères IV et V. Le conduit montre des expansions vers des chambrettes qui correspondent aux mésomères III et VI, sans toutefois les toucher.

4. Du côté gauche de la larve 11A (âgée de 115 heures et longue de 3,3 mm) la partie postérieure de la chambre postérieure présente un épaississement de la paroi. Une extension locale du conduit excréteur y correspond (voyez figs. 12 et 15). On pourrait y voir des restants d'un tube qui aurait servi pour le mésomère VI.

Des anomalies dans le conduit pronéphrétique n'ont probablement pas de grande importance pour le développement général du spécimen. En

tout cas, on en retrouve parfois des cas à des stades plus évolués, tel que cela sera décrit plus loin (chez une larve de 27 mm, et chez une larve de 45 mm).

DEUXIEME PARTIE

LE PRONEPHROS VERS SON MAXIMUM DE DEVELOPPEMENT

AVANT-PROPOS

Avant que l'opisthonéphros apparaisse et se mette à fonctionner, l'excrétion incombe au pronéphros. Il est donc tout à fait normal que le pronéphros montre son maximum de développement avant qu'il y ait un nombre suffisant de néphrons fonctionnels de l'opisthonéphros. A ces stades-là le pronéphros est un organe pair à grand glomérules et à nombreuses circonvolutions de ses conduits.

Dans le matériel, qui a été disponible pour cette étude-ci, de tels stades de développement pronéphrétique prononcé concernent surtout les larves suivantes du Département de Zoologie de l'Université de Glasgow : 1) une de 5,5 mm (âgée de 5 jours; larve 17 de BUDGETT; stade 31 de KERR), 2) une de 6,75 mm (âgée de 6 jours; larve 18 de BUDGETT; stade 32 de KERR; coupée selon le plan sagittal et partiellement impropre aux investigations à cause d'un endommagement), 3) une de 8 mm (âgée de 7 jours; larve 19 de BUDGETT; stade 33 de KERR) et 4) une de 9,3 mm (âgée de 12 jours; larve 20 de BUDGETT; stade 36 de KERR; fixée plusieurs heures après la mort et montrant des signes de décomposition). D'autre part il y avait une larve de 9,6 mm dans les collections de l'Institut de Zoologie de l'Université de Stockholm. On peut ajouter à cette série une larve de 4 mm (âgée de 5 jours; larve 16 de BUDGETT; stade 30 de KERR) qui est impropre à de bonnes investigations vu son état de décomposition, mais qui présente un stade intéressant. Toutes ces larves appartiennent à l'espèce *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER.

Entre le stade de la larve de 4 mm et celui de celle de 5,5 mm l'allongement du corps post-vitellin et la métamérisation ont pris fin; le corps compte dorénavant une soixantaine de métamères (c'est-à-dire chez l'espèce décrite ici). Mais la réserve vitelline n'est pas encore résorbée; elle ne le sera que lorsque la larve aura dépassé 8 mm. Les larves de 9,3 mm et de 9,6 mm représentent donc les stades les plus intéressants : elles n'ont plus de masse vitelline et leur métamérisation est finie; d'autre part leur opisthonéphros se met déjà à fonctionner et leur pronéphros est un organe bien développé.

Si l'on envisage de plus près le pronéphros de ces deux dernières larves, on constate que les dispositions de cet organe sont déjà bien différentes de celles qu'on rencontrait au début de la vie larvaire. Des signes précur-

seurs d'une dégénérescence n'ont pas tardé d'y apparaître déjà. De plus, l'organe a subi des déplacements à la suite de phénomènes tels que l'occipitalisation, le développement des branchies, l'apparition des nageoires pectorales et surtout la transformation générale des contours du corps. Heureusement il est possible de trouver toutes les formes de transition vers ces dispositions-ci chez les larves précédentes.

Il faut tenir compte du fait que chez ces larves-ci la numérotation des segments musculaires est différente de celle qu'on pouvait appliquer aux larves précédentes. En effet, l'épimère du métamère I s'est atrophié quasi complètement vers le stade de la larve de 5,5 mm (pour plus d'information voyez dans l'étude sur l'occipitalisation : DE SMET, 1975d). Il faut donc tenir compte du fait que le premier segment musculaire des larves de plus de 8 mm provient du métamère II (et ainsi de suite). Puisqu'il sera préférable d'indiquer dorénavant la situation des organes par rapport aux segments musculaires, il ne faut pas perdre de vue que cette numérotation diffère de celle chez les embryons.

1. Les chambres pronéphrétiques

a) Les chambres pronéphrétiques de la larve de 5,5 mm

Lorsqu'on veut se faire une idée de la configuration des chambres pronéphrétiques de la larve de 5,5 mm, il faut d'abord se rappeler comment les chambres étaient chez des larves moins développées, telles que celles des séries 12, 13 et 14 (décrites dans le chapitre précédent). La figure 20 aide d'ailleurs à se rappeler la configuration chez ces dernières. On y voit que de chaque côté du corps la chambre postérieure s'était réunie avec la chambre antérieure; un glomérule commun était présent dans l'espace de ces deux chambres. Les tubes qui communiquaient auparavant l'un avec la chambre antérieure, l'autre avec la chambre postérieure, s'ouvraient maintenant tous les deux dans cette chambre unique. Les chambres des deux côtés s'étaient rapprochées les unes des autres près du plan médian et s'étaient glissées entre l'aorte et l'intestin. Ce mouvement de déplacement avait consisté également en une rotation qui avait mené l'emplacement des glomérules plutôt sur les faces médiales des chambres. Mais malgré toutes ces transformations les chambres étaient restées dans la région des métamères I à VI, c'est-à-dire dans la région des futurs segments musculaires 1 à 5. Antérieurement les chambres uniques étaient en communication avec la cavité périodique embryonnaire.

Chez un stade un peu plus avancé, celui d'une larve anormale de 4 mm (la larve 16 de BUDGETT), on constate un fait important : les chambres n'ont plus suivi la croissance générale du corps et leur emplacement ne répond plus au niveau des métamères I à VI. En effet, les chambres s'étaient

complètement détachées du contact avec les segments musculaires et elles ne dépendent donc plus d'une disposition métamérique. Il n'est donc pas étonnant que ces chambres puissent être déplacées aisément par les organes environnants. Ce déplacement se remarque surtout pour les entonnoirs

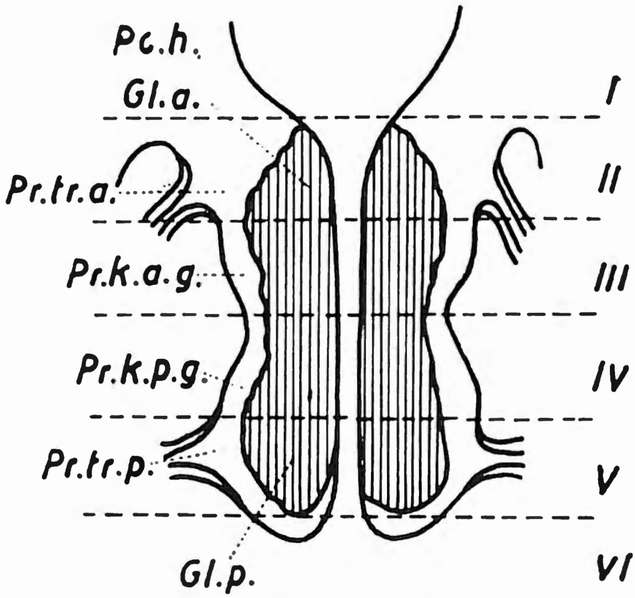


Fig. 20. — Schéma de la constitution des chambres pronéphrétiques des deux côtés au début de la vie larvaire. — Les chiffres romains indiquent les métamères correspondants. — Gl.a. : glomérule antérieur — Gl.p. : glomérule postérieur — Pc.h. : cavité pédicardique — Pr.k.a.g. : partie antérieure de la chambre pronéphrétique commune — Pr.k.p.g. : partie postérieure de la chambre pronéphrétique commune — Pr.tr.a. : entonnoir du tube antérieur — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur.

de leurs tubes. En effet, on voit (fig. 21) que le tube antérieur du côté gauche s'ouvre au niveau du bord antérieur du glomérule et que le tube postérieur occupe une position anormale, étant situé sous le métamère III.

Chez la larve de 5,5 mm ce déplacement des chambres par rapport aux métamères va se retrouver clairement. Mais un autre phénomène important est entré en jeu et a provoqué des structures inattendues : l'apparition d'une cavité péritonéale. En effet, la diminution de la masse vitelline a fait apparaître une cavité bien distincte entre les deux feuillets des hypomères. De plus, la concentration des structures vers le plan médian a poussé les bords supérieurs de ces hypomères vers ce plan médian. Dans la région pronéphrétique ces bords se sont donc glissés sous les chambres (voir figs. 22c et 22d). Les figures 22e et 22f montrent quelle est alors la conséquence de l'apparition de cette cavité péritonéale entre les feuillets des hypomères dans la région pronéphrétique : là où la chambre était dès le début en communication avec la cavité péritonéale (qui était jusque là plutôt une

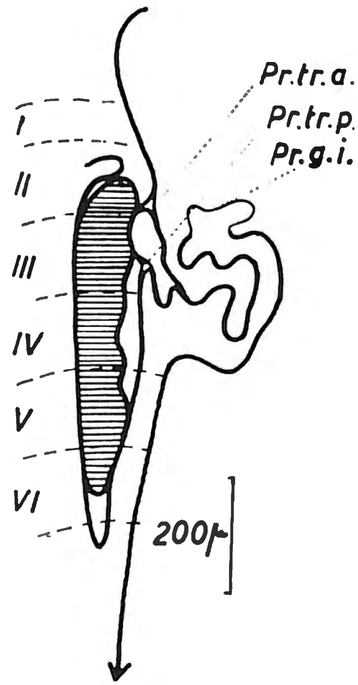


Fig. 21. — Reconstruction graphique du pronéphros du côté gauche d'une larve anormale de 4 mm (la larve 16), vu du côté ventral. — Les chiffres romains indiquent les métamères correspondants. — Pr.g.i. : segment intermédiaire du conduit pronéphrétique — Pr.tr. a : entonnoir du tube antérieur — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur.

cavité péricardique embryonnaire), le glomérule va faire hernie dans la cavité (fig. 22c), tandis qu'à un niveau plus postérieur le glomérule sera situé sur une mince paroi au-dessous de cette cavité (figs. 22f et 23b). Notons toutefois que dans ces mêmes stades le glomérule est situé de plus en plus sur la paroi médiale de la chambre, à cause de la rotation qui a été décrite plus haut.

Jusqu'ici les structures seraient encore assez compréhensibles, si ce n'était que plusieurs autres phénomènes les aient compliquées davantage. En analysant ces phénomènes on arrive aux considérations suivantes :

1. L'expansion du pharynx en sens latéral lors de la formation des fentes branchiales (qui n'apparaissent que très tard chez les Polyptères : DE SMET, 1965), va découper la partie tout antérieure de la cavité péritonéale en un étage supérieur et un étage inférieur (voyez figs. 22g et 23c). Il s'en suit que dans des coupes transversales à travers cette région, telles que celle de la figure 24, on verra que les portions antérieures des glomérules sont logées dans des poches (fig. 24b), qui ne sont en communication avec la cavité péricardio-péritonéale que quelques dizaines de μ plus en arrière (fig. 24c) Lorsqu'on inspecte des coupes successives en procé-

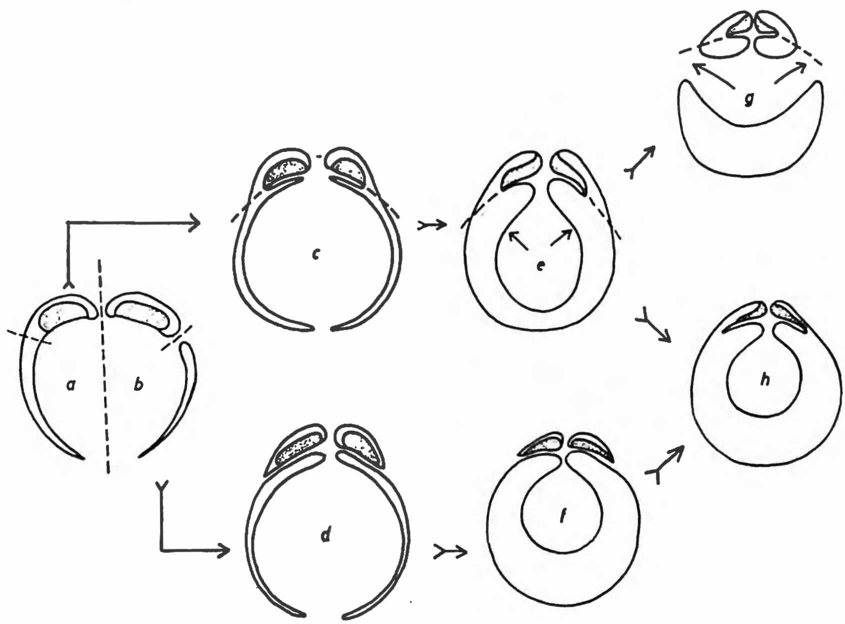


Fig. 22. — Schéma des transformations qui s'opèrent dans les chambres pronéphrétiques dans les stades des larves de 5,5 mm à 9,3 mm. La figure a indique l'état initial de la chambre antérieure (qui est en communication avec la cavité péritonéale), la figure b celui de la chambre postérieure. Les figures c et d indiquent ce qui se passe lorsque les hypomères pénètrent vers le plan médian. Les figures e et f indiquent l'état lorsque la masse vitelline est résorbée. La figure g indique l'extension latérale du pharynx, la figure h le point de transition entre les états de la figure e et de la figure f.

dant d'avant en arrière, on voit que les glomérules sont fixés d'abord sur la paroi médiane (fig. 24b), puis de plus en plus sur une paroi ventrale à peine distincte (fig. 24c); cette paroi se manifeste tout de même mieux plus loin, notamment là où elle représente la séparation entre la chambre pronéphrétique et la cavité péricardio-péritonéale (fig. 24d).

2. En inspectant cette figure 24 on constate également que les glomérules n'occupent plus la position qu'ils avaient par rapport aux métamères auxquels ils répondaient auparavant; on constate en effet que le pronéphros a été poussé en arrière. Ceci se remarque d'ailleurs aussi dans la reconstruction graphique du pronéphros de cette larve (fig. 25). Le schéma de la figure 23 indique également cet état de choses. Les tubes sont cependant restés plus ou moins au niveau où ils se trouvaient auparavant. Les tubes antérieurs s'ouvrent donc dorénavant dans une partie de la chambre qui est devenue une partie de la cavité péricardio-péritonéale.

3. La paroi entre les chambres de droite et de gauche ne se trouve plus exactement sur le plan médian : la partie antérieure a été entraînée vers le côté droit (figs. 24d, 25 et 26). Ceci répond à la déviation que

le mésentère dorsal présente dans sa partie antérieure et qui doit être due au flux sanguin de la veine cardinale postérieure médiane, qui se dirige vers le côté droit dans cette région-ci (DE SMET, 1969).

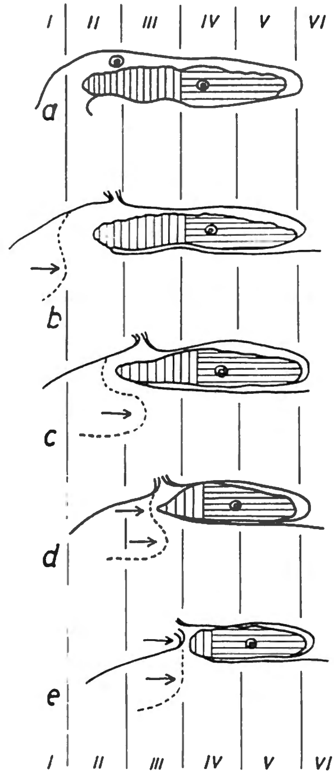


Fig. 23. — Schéma des transformations de la chambre pronéphrétique commune dans les stades des larves de 3 mm à 9,3 mm. Les lignes verticales indiquent la partie antérieure du glomérule, les lignes horizontales la partie postérieure. Les chiffres romains indiquent les métamères (telle qu'était leur position originale). Remarquez aussi la position des ouvertures (entonnoirs) des tubes. Les déplacements des structures occipitales et des structures pharyngiennes provoquent un bon nombre de changements (indiquées par des flèches).

Notons aussi que chez cette larve-ci l'irrigation du complexe glomérulaire se remarque assez bien. La fig. 26 montre un bel exemple d'une de ces artérioles et la fig. 25 donne une représentation de l'ensemble. On voit que 4 paires d'artérioles partent de l'aorte (voir aussi fig. 36). L'origine de chaque paire est commune, excepté pour celle de la troisième. Cette dernière est d'ailleurs bien spéciale dans sa disposition puisqu'elle a une branche, qu'on peut suivre dans la paroi sous la glomérule. Cette branche est l'origine de l'artère mésentérique (*); elle

(*) Cette artère mériterait plutôt le nom d'artière céliaque.

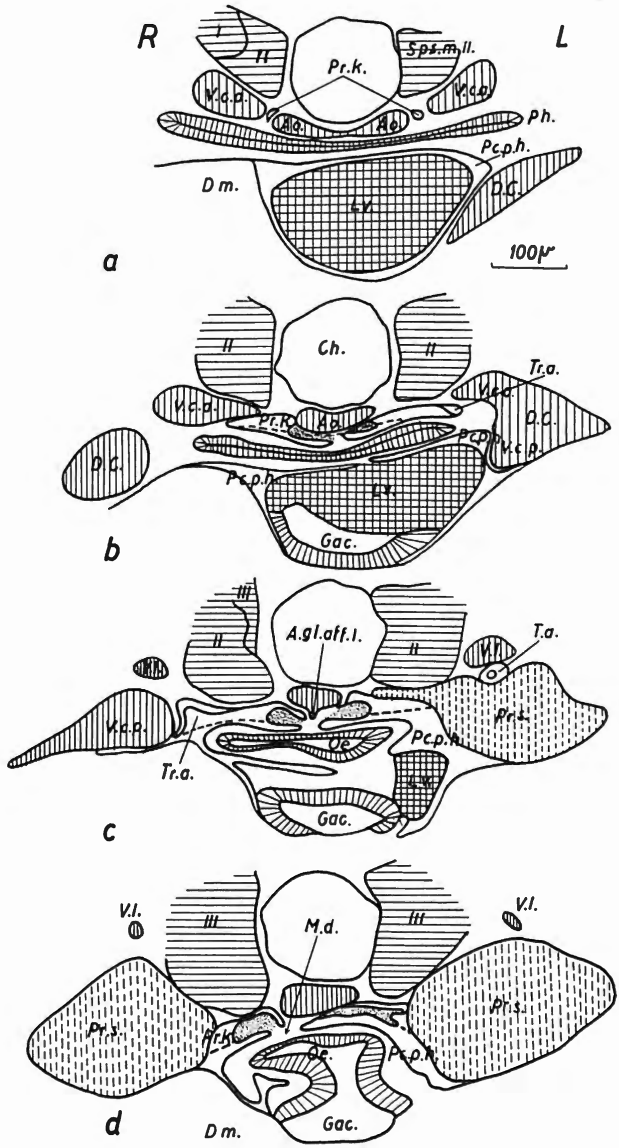


Fig. 24. — Images de la région pronéphrétique antérieure de la larve de 5,5 mm. Les images successives se trouvent à une distance de 50 µ l'une de l'autre. La ligne interrompue indique la limite entre la chambre pronéphrétique et la cavité péritonéale. — Les chiffres romains indiquent le métamère dont provient le segment musculaire. L : côté gauche — R : côté droit — A.gl.aff. I : première artère glomérulaire (probablement afférente) — Ao : aorte — Ch. : chorde dorsale — D.C. : conduit de Cuvier — Dm. : masse vitelline — Gac. : gastrocèle — Lv. : foie (ébauche — M.d. : mésentère dorsal — Oe : oesophage — Pc.p.h. : cavité péricardio-péritonéale — Ph. : pharynx — Pr.k. : chambre pronéphrétique — Pr.s. : sinus pronéphrétique — Sps.m. II : segment musculaire provenant du métamère II — T.a. : tube antérieur — Tr.a : entonnoir du tube antérieur — Vc.a. : veine cardinale antérieure — V.l. : veine latérale.

naît donc ici comme une dépendance d'une artère glomérulaire, contrairement à ce qui a été décrit chez des autres espèces. On peut accepter des dispositions métamériques chez les artères glomérulaires (répondant aux métamères II, III, IV et V). Quoiqu'on ne puisse pas bien distinguer cela aux stades précédents, il y a lieu d'accepter que les deux premières

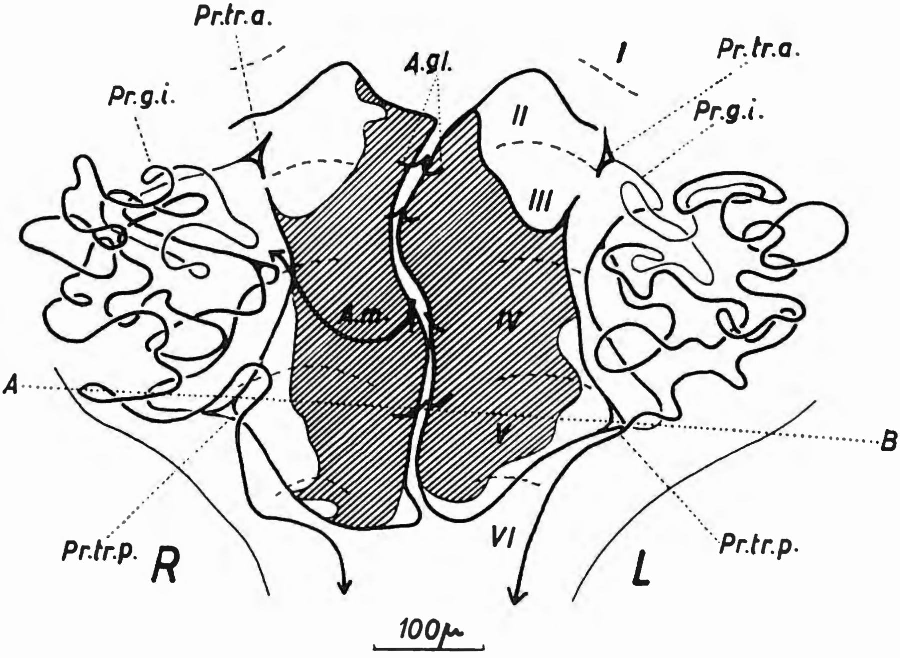


Fig. 25. — Reconstruction graphique du pronéphros de la larve de 5,5 mm vu du côté ventral. Les chiffres romains indiquent les métamères originaux. La ligne A-B indique le plan de section de la fig. 26. — L : côté gauche — R : côté droit — A.gl. : artère glomérulaire — A.m. : artère mésentérique — Pr.g.i. : segment intermédiaire du conduit pronéphrétique — Pr.tr.a. : entonnoir du tube antérieur — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur.

paires appartiendraient aux glomérules des chambres antérieures des stades précédents, et les deux autres paires à celles des chambres postérieures. Néanmoins il n'est pas clair quelles artères seraient afférentes et lesquelles efférentes.

Signalons que la position des glomérules sur une mince paroi ventrale peut facilement évoquer une autre interprétation de leur disposition. C'est ainsi que KERR (1919, p. 210) est arrivé à la conclusion que les glomérules antérieurs se souderaient à la paroi latérale de la cavité péricardiopéritonéale et isoleraient ainsi la chambre. Mais une inspection des larves moins développées montre bien que la disposition glomérulaire chez la larve de 5,5 mm n'est rien d'autre qu'une transformation des structures précédentes sous l'influence des modifications environnantes.

b) Les chambres pronéphrétiques de la larve de 8 mm

Il est préférable de passer ici toute de suite aux structures de la larve de 8 mm. En effet, chez celle de 6,75 mm, qui avait été coupée sagittalement et dont plusieurs coupes avaient été endommagées plus tard, la structure des chambres pronéphrétiques ne ressort pas bien.

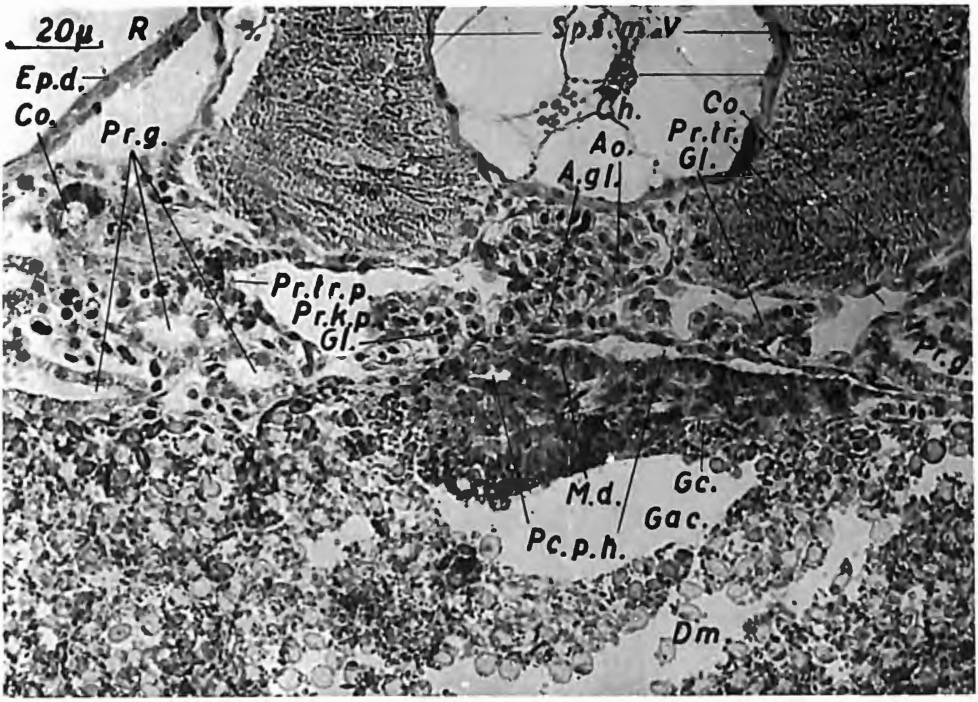


Fig. 26. — Section à travers la région pronéphrétique de la larve de 5,5 mm au niveau de la ligne A-B de la figure 25. — R : côté droit — A.gl. : artère glomérulaire — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Co. : collet — Dm. : masse vitelline — Ep.d. : épiderme — Gac. : gastrocèle — Gc. : gonocyte — Gl. : glomérule — M.d. : mésentère dorsal — Pc.p.h. : cavité péricardio-péritonéale — Pr.g. : conduit pronéphrétique — Pr.k.p. : chambre pronéphrétique postérieure — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur — Sp.s.m. V : segment musculaire provenant du métamère V.

Par rapport aux dispositions chez la larve de 5,5 mm, il faut faire les remarques suivantes :

1. L'accroissement du volume des chambres pronéphrétiques n'a plus du tout suivi la croissance générale du corps. Elles ne se sont accrues que légèrement, et seulement en largeur : il s'en suit qu'elles sont devenues plus aplaties (fig. 27). On peut y voir un signe de dégénérescence.

2. A cause du développement de la région occipitale et à cause des transformations dans la région pharyngienne, l'ensemble des chambres a été poussé davantage vers l'arrière (fig. 23). Les chambres sont dès lors

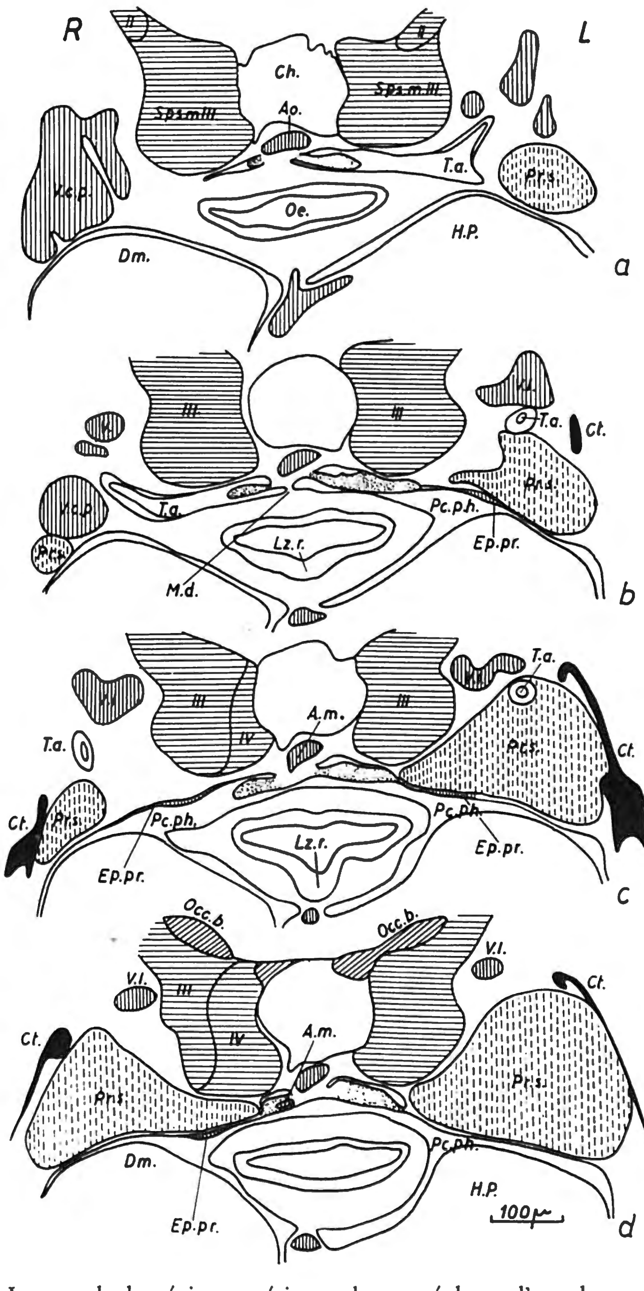


Fig. 27. — Images de la région antérieure du pronéphros d'une larve de 8 mm. Les images successives se trouvent à une distance de 25 μ l'une de l'autre. — Les chiffres romains indiquent les métamères dont proviennent les segments musculaires. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Ct. : cleithrum — Dm. : masse vitelline — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir pronéphrétique — H.P. : hépato-pancréas — Lz.r. : ébauche du sac aérien — M.d. : mésentère dorsal — Oe. : œsophage — Occ.b. : pilier occipital — Pc.p.h. : cavité péricardio-péritonéale — Pr.s. : sinus pronéphrétique — T.a. : tube antérieur — Sps.m. III : segment musculaire provenant du métamère III — V.c.p. : veine cardinale postérieure — V.l. : veine latérale.

situées en dessous des 2e à 4e segments musculaires, c'est-à-dire en dessous de segments qui proviennent des métamères III à V (fig. 28).

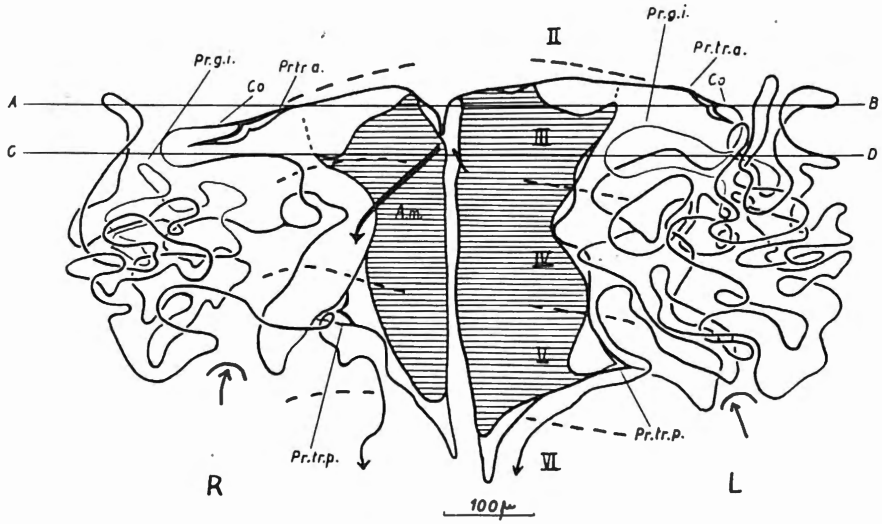


Fig. 28. — Reconstruction graphique du pronéphros de la larve de 8 mm, vu du côté ventral. La ligne A-B représente le niveau de la section de la fig. 29, la ligne C-D celui de celle de la fig. 3 de l'étude sur les sacs aériens (DE SMET, 1966). — Les flèches indiquent les entaillements dans les bords postérieurs des sinus pronéphrétiques. — L : côté gauche — R : côté droit. — A.m. : artère mésentérique — Co. : collet — Pr.g.i. : segment intermédiaire du conduit pronéphrétique — Pr.tr.a. : entonnoir du tube antérieur — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur.

3. Un signe indéniable de dégénérescence se manifeste déjà: la moitié antérieure du glomérule (fig. 29) tend à se réduire et est déjà moins vasculaire et plus fibreuse que la moitié postérieure. On ne remarque plus les artérioles qui conduisent à cette partie dégénérescente (fig. 28), mais il faut bien avouer que les artérioles conduisant à la moitié postérieure ne se reconnaissent pas si bien non plus (excepté la branche qui est en train de se développer en une artère mésentérique; l'origine de cette branche s'est d'ailleurs déplacée vers l'avant, en réponse à un flux sanguin plus important). Les glomérules remplissent déjà les chambres de telle façon que leurs bords atteignent les parois latérales et dorsales (fig. 27b). La continuité entre la cavité d'une chambre (plus précisément : de sa partie postérieure) et la cavité péricardio-péritonéale (qui englobe déjà la partie antérieure de la chambre) devient alors fort réduite, mais elle existe toujours. Signalons que KERR croyait qu'à ce stade-ci cette continuité avait déjà été supprimée.

4. Un autre signe de dégénérescence est le déplacement plus complet de l'ensemble des chambres vers le côté droit. La paroi entre les deux ne se trouve plus sur le plan médian, mais légèrement à sa droite (fig. 27). Mais le volume de la chambre droite est resté plus ou moins égal à celui

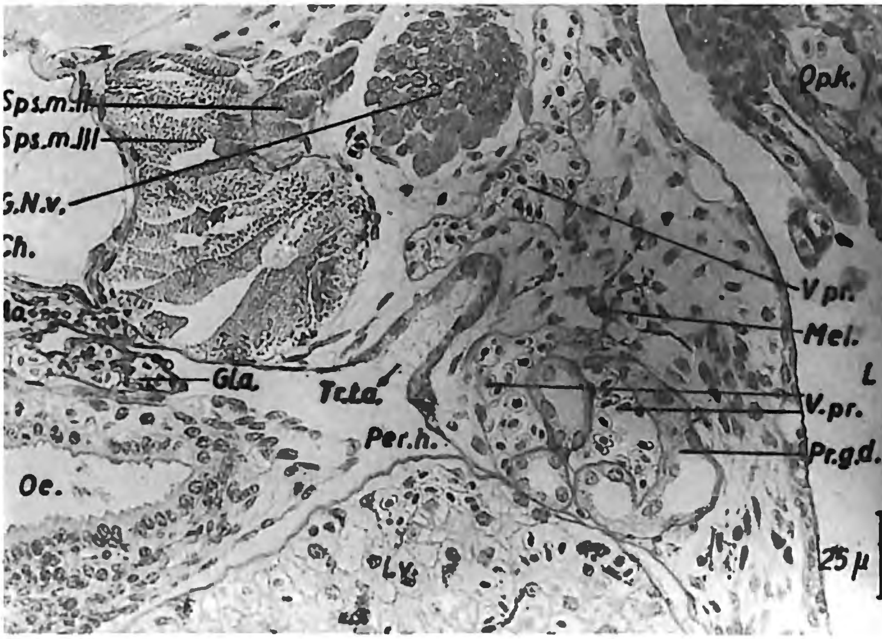


Fig. 29. — Section à travers le pronéphros du côté gauche (L) de la larve de 8 mm au niveau de la ligne A-B de la fig. 28. — Ao. aorte — Ch. : chorde dorsale — G.N.v. : ganglion du nerf vague — Gl.a. : glomérule antérieur — Lv. : foie — Mel. : mélanophore — Oe. : œsophage — Op.k. : branchie operculaire — Per.h. : cavité péritonéale — Pr.g.d. : partie distale du conduit pronéphrétique — Sps.m. II : segment musculaire provenant du métamère II — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — V.pr. : veine du réseau pronéphrétique.

de la chambre gauche, quoique cette dernière, tout en étant un peu coincée sous l'aorte, soit devenue un peu plus large (voyez fig. 28 et les renseignements du tableau I).

5. Le mésentère dorsal ne subsiste pour ainsi dire plus en dessous des chambres (comparez fig. 27 à fig. 24), excepté dans la région toute postérieure. Il a été perforé et partiellement résorbé. Les glomérules sont dès lors plus intimement liés à l'aorte.

c) Les chambres pronéphrétiques des larves de 9,3 mm et de 9,6 mm

Les différences entre les larves de 9,3 mm et de 9,6 mm ne sont pas fort grandes en ce qui concerne les structures de leurs chambres pronéphrétiques, mais elles sont assez remarquables par rapport à celles de la larve précédente. Il y a tout de même une différence entre les deux, en ce qui concerne la cavité péritonéale : chez la larve de 9,3 mm la cavité péricardique sensu stricto s'en est déjà isolée, tandis que cette isolation ne s'est pas encore complétée chez celle de 9,6 mm (voyez-en une description plus détaillée dans l'étude sur les cavités cœlomiques : 1975b).

Comme points de différence par rapport à la larve précédente, on peut signaler les suivants :

1. Les parties antérieures des glomérules sont maintenant fortement atrophiées. Le volume de ces parties ne représente plus beaucoup, tel qu'on le voit aux figures, 30, 31, 32, 33 et 34. On n'y reconnaît plus de capillaires. Il n'y a là qu'une masse de fibres et un bon nombre de mélano-

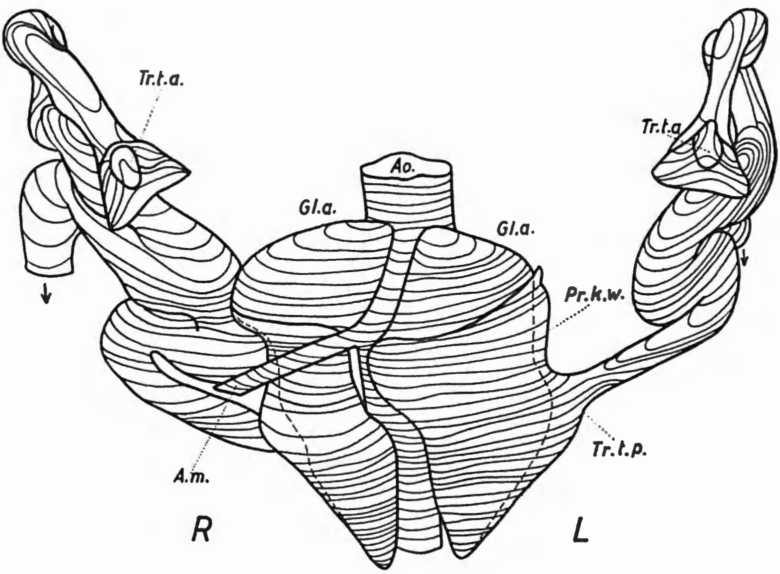


Fig. 30. — Reconstruction en perspective des glomérules, des chambres pronéphrétiques et des tubes pronéphrétiques d'une larve de 9,6 mm, vus du côté ventral. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — Ao. : aorte — Gl.a : glomérule antérieur — Pr.k.w. : paroi de la chambre pronéphrétique — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — Tr.t.p. : entonnoir du tube postérieur.

phores. Une telle masse a l'aspect d'une bande de tissu, qui passe d'en dessous de l'aorte à la paroi latérale de la cavité péritonéale et qui délimite la cavité de la chambre en avant. En effet, chez la larve de 9,6 mm on ne remarque plus de passage distinct entre cette cavité et la cavité péritonéale (fig. 30), mais chez celle de 9,3 mm elle subsiste bien.

2. La poche, qui représentait chez les larves de 5,5 mm et de 8 mm un étage supérieur de la partie antérieure de la cavité péritonéale (figs. 24b, 27a), s'est nivelée maintenant par le fait que le pharynx a subi une coalescence complète avec le toit de cette cavité péritonéale. Les contours de cette poche se sont nivelés tellement qu'on ne reconnaît même plus rien de ce qui était jadis la partie antérieure de la chambre. Dès lors les tubes antérieurs s'ouvrent directement dans la cavité péritonéale, même

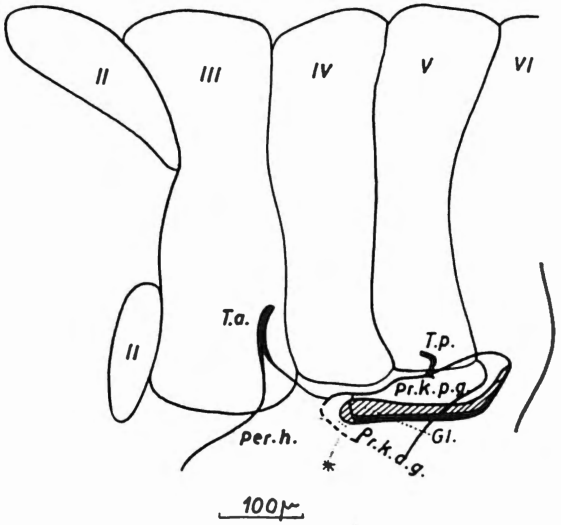


Fig. 31. — Reconstruction graphique de la chambre pronéphrétique gauche et des structures musculaires environnantes chez une larve de 9,3 mm. Les chiffres romains indiquent le métamère dont le segement musculaire provient. Gl. : glomérule — Per.h. : cavité péritonéale — Pr.k.a.g. : partie antérieure de la chambre pronéphrétique — Pr.k.p.g. : partie postérieure de la chambre pronéphrétique — T.a. : tube antérieur — T.p. : tube postérieur — * : limite antérieure originale de la chambre pronéphrétique.

assez loin du glomérule (figs. 30 et 31). Chez la larve de 9,3 mm l'entonnoir d'un tel tube se trouve en dessous du 2me segment musculaire (provenant du métamère III) (fig. 32), chez celle de 9,6 mm il est en dessous du 3me (provenant du métamère IV) (fig. 33). Dans ces diverses représentations on voit d'ailleurs bien le grand déplacement que l'ensemble glomérulaire a déjà subi et qui représente la condition qui est figurée sous « e » dans la figure 23.

3. L'artère mésentérique est maintenant devenue une artère bien individualisée (voyez figs. 30, 32 et 33). Elle part de l'aorte au niveau des restes atrophiés du glomérule antérieur (chez la larve de 9,6 mm un peu plus en arrière) et elle se dirige vers le côté droit, tout en passant dans la paroi ventrale de la chambre, puis dans la paroi sous le sinus pronéphrétique droit et puis dans la paroi de la cavité péritonéale. Elle est accompagnée d'un vaisseau lymphatique. D'autres artérioles ne se remarquent pas si bien.

4. La déviation des chambres vers le côté droit est fort accusée, surtout chez la larve de 9,3 mm (fig. 32). Cette déviation se remarque surtout dans la partie antérieure, où elle est influencée d'ailleurs par le bout initial de l'artère mésentérique. Un mésentère n'est plus présent que dans la région postérieure des glomérules (fig. 34).

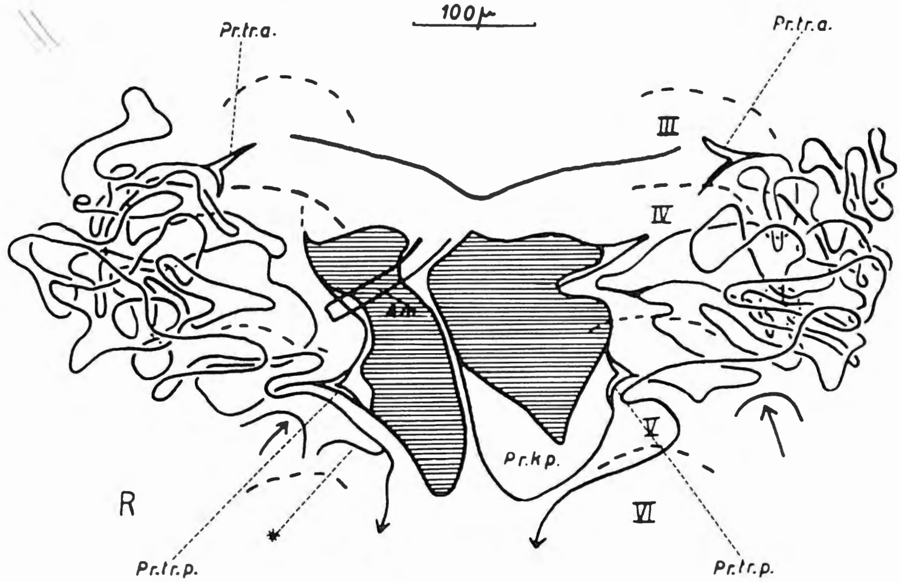


Fig. 32. — Reconstruction graphique du pronéphros de la larve de 9,3 mm, vu du côté ventral. Malheureusement il n'a pas été possible de distinguer les collets et les segments intermédiaires chez cette larve-ci. Les chiffres romains indiquent les métamères dont proviennent les segments musculaires. Les flèches indiquent les entaillements dans les bords postérieurs des sinus pronéphrétiques. L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — Pr.k.p. : partie postérieure de la chambre pronéphrétique — Pr.tr.a. : entonnoir du tube antérier — Pr.tr.p. : entonnoir du tube postérieur. — * : extension en cul-de-sac.

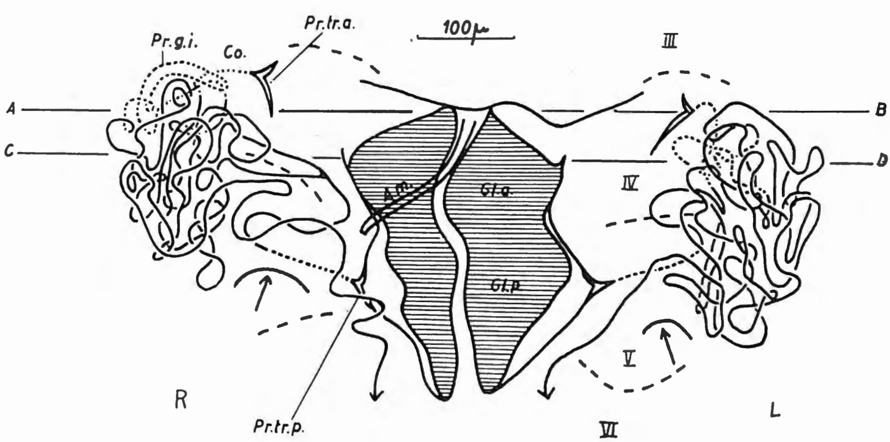


Fig. 33. — Reconstruction graphique du pronéphros de la larve de 9,6 mm, vu du côté ventral. Les chiffres romains indiquent les métamères dont proviennent les segments musculaires. Les flèches indiquent les entaillements dans les bords postérieurs des sinus pronéphrétiques. — L : côté gauche — R : côté droit — Les lignes A-B et C-D indiquent les niveaux des figures 7 et 8 de l'étude sur les sacs aériens (DE SMET, 1966). — A.m. : artère mésentérique — Co. : collet — Gl.a. : partie antérieure du glomérule — Gl.p. : partie postérieure du glomérule — Pr.g.i. : segment intermédiaire du conduit pronéphrétique — Pr.tr.a. : entonnoir du tube antérieur — Pr.t.p. : entonnoir du tube postérieur.

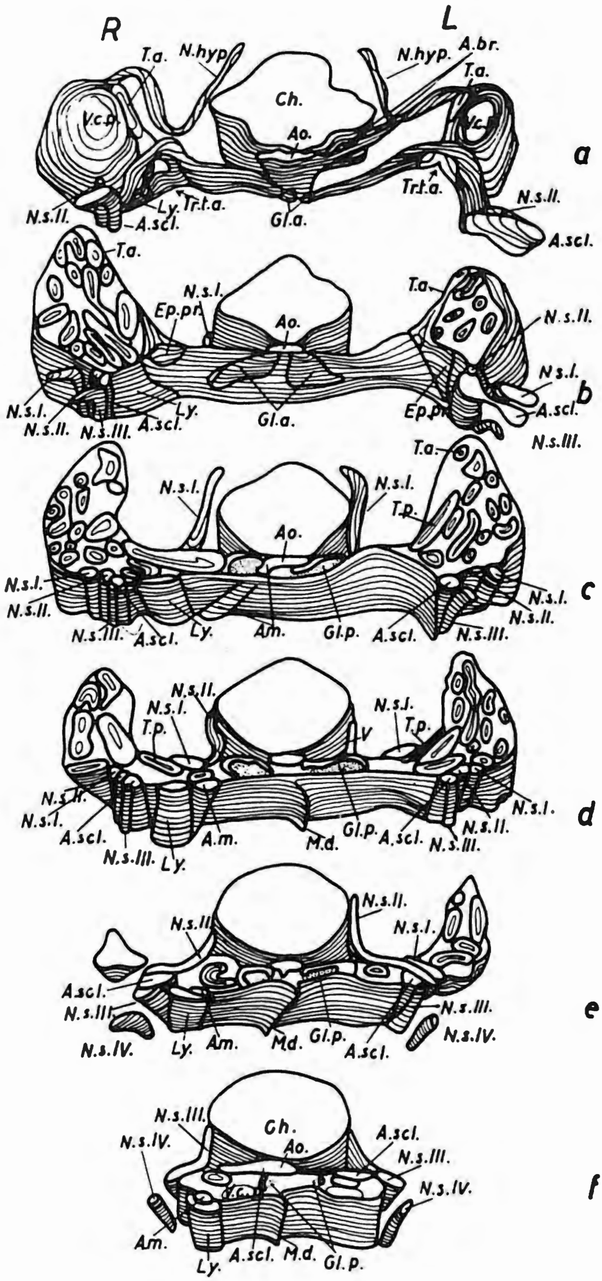


Fig. 34. — Reconstruction en perspective de parties successives (chaque fois 10 sections de 7μ) du pronéphros de la larve de 9,6 mm, vues du côté ventral. La dernière section de chaque partie est répétée comme étant la première de la partie suivante. — L : côté gauche — R : côté droit — A.br. : artère branchiale — A.m. : artère mésentérique — A.scl. : artère sousclavière — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Ep.pr. : épithélium de l'entonnoir du tube antérieur — Gl.a. : glomérule antérieur — Gl.p. : glomérule postérieur — M.d. : mésentère dorsal — Ly. : vaisseau lymphatique — N.hyp. : nerf hypoglosse — N.s. I : nerf spinal — T.a. : tube antérieur — T.p. : tube postérieur — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — V.c.p. : veine cardinale postérieure.

Telles sont donc les chambres pronéphrétiques des Polyptères chez des larves d'une dizaine de mm. Par un effet singulier elles sont de nouveau devenues plus ou moins des chambres isolées. Mais chaque chambre correspond maintenant à ce qui était la chambre postérieure du début de la vie larvaire. La chambre antérieure du début de la vie larvaire s'est intégrée maintenant dans la cavité péritonéale et son tube s'y ouvre directement. Cette situation s'accentuera dorénavant dans les stades suivants.

2. Les conduits pronéphrétiques et leur communication avec les chambres

a) Les circonvolutions des tubes pronéphrétiques

Une des caractéristiques les plus prononcées du développement du pronéphros des Polyptères est l'allongement considérable des conduits pronéphrétiques. Cet allongement s'était déjà manifesté dans les stades précédents sous forme d'un pli cranial, puis d'un pli caudal et puis de quelques circonvolutions faibles. Il continue maintenant de se prononcer sous forme d'un nombre croissant de circonvolutions irrégulières.

Des reconstructions graphiques ne peuvent donner qu'une faible idée de la complication de cet ensemble de circonvolutions. Il suffit de comparer la figure 33 qui est une reconstruction graphique des conduits de la larve de 9,6 mm, à la figure 35, qui est une reconstruction en perspective du conduit gauche de cette même larve, pour pouvoir se rendre compte des grandes différences entre les deux représentations. De la même façon il ne faut pas perdre de vue que l'idée que peut provoquer une reconstruction graphique, est fort incomplète; en effet elle laisse voir les conduits seulement d'un seul côté, qui est généralement le côté ventral. Une vue par un autre côté donnerait une image bien différente : pour s'en rendre compte on peut comparer les reconstructions graphiques des figures 51 (vue ventrale) et 52 (vue latérale) qui concernent la larve de 29 mm. Mais malgré ces inconvénients, ces représentations permettent tout de même de constater que les complications de l'ensemble de circonvolutions augmentent continuellement pendant le début de la vie larvaire et arrivent à un maximum chez des larves de 9,3 mm et 9,6 mm (figs. 21, 25, 28, 32 et 33).

La littérature zoologique ne contient pas beaucoup d'exemples de telles représentations. KINDAHL en a donné tout un nombre pour des poissons osseux et des amphibiens. En comparant à celles-là celles de l'étude présente on constate que les circonvolutions des Polyptères parviennent à une complication, qui est bien supérieure à celle des autres poissons osseux et qui est presque comparable à celle que montrent les amphibiens anoures au moment de leur métamorphose.

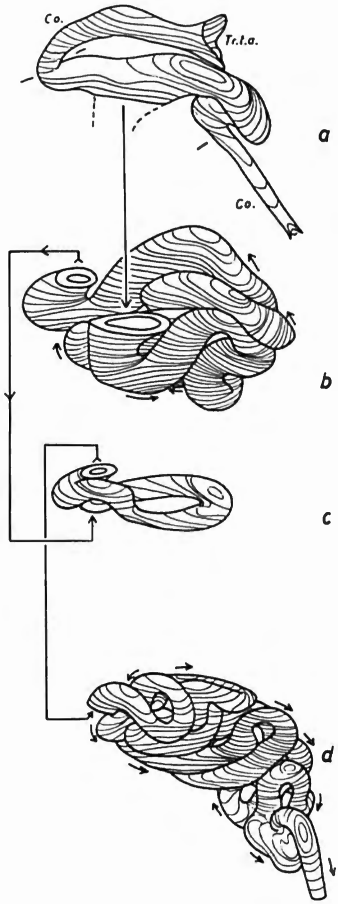


Fig. 35. — Reconstruction en perspective des segments successifs du conduit pronéphrétique gauche de la larve de 9,6 mm, vus du côté médial. — a : tubes antérieur et postérieur— Co. : collet — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — b : segment proximal — c : segment intermédiaire — d : segment distal.

Puisque ces circonvolutions ne sont liées à aucun facteur déterminant, leur ensemble du côté gauche est asymétrique par rapport à celui du côté droit. Elles dépendent surtout de l'espace qui est à leur disposition. D'abord cet espace était limité à la zone comprise entre les segments musculaires antérieurs et la masse vitelline et elles se situaient donc plus ou moins dans un même plan horizontal : telle était la structure chez des larves de 4 à 5 jours (p. ex. chez la larve 11A, voir fig. 14). Mais à la suite de la concentration des structures vers le plan médian, le diamètre dorsoventral du tronc de la larve a augmenté et la distance entre ces structures musculaires et cette masse vitelline s'est accrue; les circonvolutions ont alors mieux occupé cette zone et se sont montrées en plusieurs directions; leur masse manifestait alors une élévation locale du contour du corps de la larve (fig. 26).

Entre ces circonvolutions il y avait du tissu mésenchymateux, dans lequel des veines s'enchevêtraient; il y avait ainsi le réseau pronéphrétique. Bientôt ce réseau se transforme en un sinus pronéphrétique (DE SMET, 1965). Au fur et à mesure que la masse vitelline disparaît et que la forme générale de la larve se modifie, ce sinus pronéphrétique avec son ensemble de circonvolutions subit des transformations importantes. Cela ressort surtout de la description de ce sinus chez chacune de ces larves.

b) Les sinus pronéphrétiques

Chez la larve de 5,5 mm les veines du réseau pronéphrétique sont nombreuses (fig. 26) et communiquent fort entre elles, mais ne forment pas encore de vrais sinus pronéphrétiques. Le réseau est en somme une espèce de continuation de la veine cardinale postérieure du côté correspondant. Son origine et son développement ont été décrits dans une étude sur le système veineux (DE SMET, 1969). Une gaine conjonctive, dans laquelle des mélanophores se rencontrent, est en train de se développer autour de l'ensemble de veines et de circonvolutions.

Le développement de plusieurs organes du système digestif (surtout le foie), a fait que la masse vitelline s'est déplacée et pousse contre la paroi ventrale du sinus droit. Il s'ensuit que le sinus droit est moins développé en hauteur que le sinus gauche et que les circonvolutions y sont moins disposées dans un plan dorso-ventral que de l'autre côté (voyez les données dans le tableau I).

Chez la larve de 8 mm des choses pareilles se voient. Elles se manifestent clairement par le fait que la partie distale du conduit pronéphrétique gauche est bien deux fois plus longue que celle du conduit droit (tableau I). Chez cette larve-ci de vrais sinus encapsulés se sont formés.

Ce qui est bien important est l'apparition d'un nombre de cellules à cytoplasme neutrophile et à petits noyaux. On rencontre de tels groupes de cellules surtout sous forme de petites masses, qui constituent des ponts entre deux circonvolutions, et qui se trouvent là où dans des stades précédents se trouvaient des cellules du tissu mésenchymateux. Il y a donc lieu de chercher l'origine de ces nouvelles cellules dans ce tissu-là. Par l'augmentation de leur nombre chaque sinus a été transformé en un organe hématopoiétique. Son volume, s'est développé en plusieurs sens, mais surtout selon l'axe dorso-ventral. Quoique l'expansion en sens horizontal soit moindre, la paroi latérale touche tout de même localement au derme; une plaque osseuse, le cleithrum, est en train de se développer là-bas (fig. 27). Le sinus est donc situé nettement à côté des segments musculaires (fig. 29). Dans le sinus droit la veine cardinale postérieure acquiert déjà une voie plus directe à travers le tissu que dans le sinus gauche (ce qui correspond d'ailleurs au plan général du développement du système veineux, qui a été décrit dans une autre étude).

TABLEAU I

Dimensions de plusieurs structures pronéphrétiques

	5,5 mm R	L	*8 mm* R	L	*9,3 mm* R	L	*9,6 mm* R	L	*24 mm* R	L	*27 mm* R	L	*29 mm* R	L	*37 mm* R	L
Profondeur de l'entaillement dans le sinus			35	30	15	15	10	40	140	140	260	240	190	225	280	230
Longueur sagittale du sinus	260	245	320	380	275	255	250	240	350	290	330	350	300	320	410	400
Largeur transversale	280	280	350	350	260	260	280	220								
Largeur de la partie latérale									300	320	310	300	360	360		420
Diamètre vertical	180	200	250	300	280	300	310	310	450	460	380	350	420	420		560
Distance au plan médian	110	110	110	110	80	110	90	150								
(pour partie latérale)									650	600	530	580	640	670		1 075
Longueur totale de la chambre	400	400	385	425	250	250	315	290	285	190	195	270	280	235	165	230
Longueur du glomérule intérieur	270	280	320	290	200	200	240	240	250	155	125	250	225	195	130	140
Longueur maximale de la chambre	150	150	105	160	80	125	90	90	140	125	80	240	85	240	65	160
Distance entre les entonnoirs (ant.-post.)	240	280	220	295	205	200	245	210	270	360	250	(160)	275	410		340
Distance entre les deux entonnoirs antérieurs	320		350		375		425		875			(700)	900			
Distance entre les deux entonnoirs postérieurs	310		325		210		220		400		300		270		(225)	
Distance entre entonnoir antérieur et glomérule	50	80	80	100	110	125	125	150	450	460	210	(400)	210	500		
Longueur du tube antérieur	300	300	425	475			675	300	775	775	525		550	475		500
Longueur du tube postérieur	300	300	400	550			350	550	600	600	325		425	850		1 150

Une autre modification importante se montre dans le fait que la paroi postérieure du sinus est légèrement entaillée (fig. 28 : les flèches) par un ensemble de nerfs, qui, en compagnie de l'artère sous-clavière, se dirigent vers la nageoire pectorale. Celle-ci s'est pédiculisée et a entraîné ces nerfs vers l'avant, ce qui n'a pas manqué d'exercer une influence sur les masses plastiques du sinus (*).

Les larves de 9,3 mm et 9,6 mm sont les plus intéressantes de toute la série. Elles n'ont plus de masse vitelline. Chez elles les sinus pronéphrétiques ont acquis une position bien plus dorso-ventrale que chez la larve précédente et ils se trouvent coincés entre des segments musculaires et la plaque osseuse, qui est le cleithrum (de bonnes images de ces sinus se voient aux figures 7 et 8 de l'étude sur le développement des sacs aériens : DE SMET, 1966). Les sinus de ces larves-ci sont donc plus éloignés du plan médian que ceux des larves précédentes (voyez tableaux I). A la suite de l'occipitalisation ils sont également partiellement déplacés vers l'arrière. Chaque sinus est maintenant un organe à veine béante, à gaine distincte, à tissu hématopoïétique abondant et à nombreuses circonvolutions du conduit pronéphrétique. La veine cardinale postérieure se désigne clairement à travers le sinus droit, mais se voit à peine dans celui de gauche. La face postérieure de chaque sinus est entaillée par un ensemble de nerfs de la nageoire pectorale; le tissu est ainsi vraiment découpé en parties médiale et latérale (figs. 32, 33 et 34). Dans des

(*) Plus de détails sur ces nerfs se trouvent dans l'étude consacrée à la région occipitale des Polyptères, DE SMET, 1975 d.

circonstances anormales le premier nerf peut passer à travers le sinus, tel que c'est le cas pour le côté droit de la larve de 9,6 mm (voir fig. 34).

c) La différenciation cellulaire du conduit pronéphrétique

A ces stades-ci la différenciation des cellules du conduit se remarque mieux que chez les larves précédentes. On distingue maintenant clairement des segments proximal, intermédiaire et distal. La position du point de transition d'un segment à l'autre, qui coïncidait avec une courbe dans les stades des larves plus jeunes, ne se remarque plus si bien maintenant. Mais les circonvolutions de chaque segment sont placées dans des parties bien définies du sinus: le segment proximal surtout dans la partie médiale, le segment distal surtout dans la partie latérale, le segment intermédiaire plutôt dans la région antérieure (figs. 25, 28 et 32).

La différenciation cellulaire est surtout évidente chez les larves de 8 mm et de 9,6 mm.

Le segment proximal est en somme la continuation des parties distales des tubes (voyez plus loin). L'aspect de son épithélium y répond tout à fait : cellules cylindriques, noyaux ovoïdes, granulation en forme linéaire dans le protoplasme, bordure en brosse et présence locale de cils ou de franges. Signalons la présence assez générale de mélanine et la présence accidentelle de granules vitellins dans ces cellules chez la larve de 8 mm. La hauteur des cellules diminue en sens distal, mais il n'y a pas moyen de distinguer nettement plusieurs portions dans ce segment. Dans la lumière, qui est bien béante, on peut rencontrer des gouttelettes, des débris cellulaires et des lymphocytes. Ces derniers se rencontrent d'ailleurs aussi entre les cellules prismatiques. Des divisions mitotiques ne sont pas rares, ce qui se traduit d'ailleurs par un allongement progressif de ce segment (voyez les longueurs respectives au tableau I).

Le segment intermédiaire se caractérise par des cellules aplaties à cils longs. Leur noyau est ovoïde et montre bien son nucléole. La mélanine est abondante. Des divisions mitotiques s'y rencontrent, mais la longueur du segment présente peu de différences selon les spécimens. De légères expansions ampullaires peuvent se faire distinguer tout près des deux bouts.

Le segment distal se caractérise par des cellues cubiques qui contiennent des bâtonnets de Heidenhain (figs. 20 et 29). Une bordure en brosse, des cils, du pigment et des lymphocytes intrus sont des apanages d'ordre accidentel. Des divisions mitotiques peuvent être nombreuses. La longueur est d'ailleurs fort différente d'un spécimen à l'autre. Ce segment peut montrer des circonvolutions fort prononcées (fig. 35). La larve de 9,3 mm présente une anomalie sous forme d'un tube en cul-de-sac (fig. 32), dont l'origine n'est pas claire et qui rappelle des cas pareils chez d'autres

espèces (DE SMET, 1963 chez *Amia*, KINDAHL, 1938 chez plusieurs autres espèces).

Le segment distal perd ses bâtonnets de Heidenhain et devient un peu plus volumineux lorsqu'il quitte la région pronéphrétique. Il est dès lors la partie droite du conduit pronéphrétique. Les premiers néphrons de l'opisthonéphros, qui naissent à ces stades-là, débouchent dans ce conduit à un niveau plus postérieur.

d) Le tube postérieur

Le tube postérieur subit peu de modifications et reste plus ou moins en place pendant ces stades larvaires. Il est le tube qui relie le conduit pronéphrétique à la partie postérieure de la chambre, c'est-à-dire à la partie qui devient de plus en plus isolée à cause des transformations du glomérule (voyez plus haut).

Sa partie initiale (c'est-à-dire sortant de la chambre) devient un collet à cellules aplaties (qui sont 20 à 30 μ longues et 10 μ hautes). Ces cellules ont un cytoplasme pigmenté (avec en outre des granules vitellins chez des larves de 5,5 mm, 6,75 mm et 8 mm) et un noyau rond (à nucléole clair) et des longues extensions ciliaires. Des divisions mitotiques ne s'y reconnaissent pas. On peut s'imaginer que l'allongement de ce collet dans les stades successifs n'est pas dû à une augmentation du nombre des cellules mais plutôt à la transition des cellules prismatiques en cellules aplaties. Le collet s'ouvre sous forme d'entonnoir dans la chambre postérieure.

Les cellules de la partie distale du tube sont d'aspect prismatique. L'image histologique de cette partie répond parfaitement à celle du segment proximal du conduit. Il y a un bon nombre de division mitotiques. La longueur de cette partie varie assez fort d'un spécimen à l'autre et même d'un côté à l'autre (voyez le tableau I).

e) Le tube antérieur

Le tube antérieur se caractérise également par un collet, qui est comparable à celui du tube postérieur. La mélanine peut s'accumuler dans plusieurs de ses cellules (fig. 29). Des débris cellulaires (provenant de la cavité péritonéale) se rencontrent souvent parmi ses cils.

Ce collet passe à une partie à cellules prismatiques, tel que cela est le cas dans le tube postérieur. Cette transition coïncide généralement avec un changement de direction. La longueur de cette partie à cellules prismatiques est fort différente d'un spécimen à l'autre et elle augmente avec la croissance de la larve; cette longueur est même excessivement prononcée pour le côté droit de la larve de 9,6 mm (voir tableau I).

Le collet s'ouvre sous forme d'un entonnoir peu prononcé dans un espace, qui est maintenant une partie de la cavité péritonéale (figs. 27a, 27c et 29). Les cellules qui entourent cet entonnoir sont plus hautes et

plus pigmentées que les autres cellules, qui revêtent la cavité péritonéale. Il est bien possible que l'aspect particulier de ces cellules soit dû à leur origine : elles proviennent probablement des parois de la chambre pronéphrétique antérieure.

Des cas pareils de cellules distinctes autour d'un entonnoir péritonéal ont été décrites chez plusieurs autres vertébrés et y ont parfois été mis en rapport avec une préformation de l'entonnoir de l'oviducte; chez les Polyptères une telle préformation n'est sûrement pas le cas.

En comparant chez plusieurs larves les distances entre les entonnoirs des tubes antérieurs et ceux des tubes postérieurs, on constate que cette distance décroît malgré la croissance de la larve (tableau I). Ceci est dû aux transformations que subit cette région pronéphrétique à la suite de l'occipitalisation : tout le système pronéphrétique est en effet poussé vers l'arrière. Tandis que les tubes postérieurs conservent plus ou moins leur emplacement originaire, les tubes antérieurs sont déplacés en sens postérieur : ayant été situés au niveau du métamère II chez les larves fraîchement écloses, ils se trouvent sous des segments musculaires qui proviennent des métamères IV et V chez des larves de 9,3 mm et de 9,6 mm (fig. 33).

Les structures pronéphrétiques des larves de près de 10 mm se caractérisent donc par une complexité et une différenciation prononcée, qui va de concert avec une première indication de dégénérescence. C'est cette dégénérescence qui se montrera davantage dans les stades suivants.

TROISIEME CHAPITRE

LA REGRESSION ET LA DEGENERESCENCE DU PRONEPHROS

AVANT-PROPOS

Le matériel d'étude, qui a servi pour cette investigation-ci, ne comprenait malheureusement pas de larves entre 9,6 mm et 24 mm. D'autre part le nombre de spécimens entre 24 mm et 37 mm était bien extensive. Il était disponible à l'investigation à l'Institut de Zoologie de l'Université de Stockholm sous forme de sections colorées et il comprenait : deux larves de 24 mm, une de 27 mm, trois de 29 mm (dont une était coupée en sens longitudinal et était peu intéressante pour des études sur le pronéphros), une de 32 mm, une de 36 mm et une de 37 mm. Chez quelques-unes de ces larves les coupes comprenaient la totalité du corps, chez des autres seulement la partie antérieure. Toutes ces sections avaient été colorées selon la méthode Azan, excepté celle de 36 mm, qui l'avait été selon la méthode de Bodian. L'épaisseur des coupes variait entre 7, 8 et 10 μ.

On peut s'imaginer que le pronéphros doit atteindre son maximum de développement chez des spécimens d'une dizaine de μ. Les larves de 9,3 et de 9,6 mm répondaient donc plus ou moins à un tel état, quoique

la différenciation de l'épithélium de leurs conduits pronéphrétiques n'eussent pas encore atteint l'aspect qu'on retrouve chez la larve de 24 mm. D'autre part des signes incontestables d'une régression du pronéphros se sont déjà manifestés chez elles et ces signes s'accroissent davantage chez les larves plus âgées, telles que celles de plus de 24 mm.

C'est pourquoi l'examen du pronéphros de ces larves de 24 mm à 37 mm sera de grande importance. Chez ces larves l'autre organe excréteur, l'opisthonéphros, est bien développé et il remplit de plus en plus la fonction excrétrice qui incombait auparavant au pronéphros. Ce dernier se présente maintenant plutôt comme un organe caduc, condamné à disparaître et ne suivant plus du tout le développement du corps. La régression de ses structures se montre manifestement.

Quelques exemples de spécimens de plus de 37 mm ont pu servir pour comprendre l'achèvement de ce processus de dégénérescence : une larve de 45 mm de *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER, colorée à l'Azan; une larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir* GEOFFR. ST. HIL., colorée à l'hématoxyline-éosine; un spécimen de 76 mm de *Polypterus senegalus senegalus* CUV., coloré à l'Azan; un spécimen de 80 mm de *Polypterus bichir lapradei* STEIND., coloré à l'Azan; un spécimen de 101 mm de *Polypterus senegalus senegalus* CUV., colorée à la fuchsine, et un spécimen de 125 mm de *Polypterus bichir bichir* GEOFFR. ST. HIL., coloré à l'hématoxyline. Des observations sur des spécimens adultes n'ont renseigné rien d'autre que des structures qui sont analogues à celles des spécimens de 101 et de 125 mm.

A. La dégénérescence de l'appareil glomérulaire pronéphrétique

a) L'influence de l'artère mésentérique sur l'appareil glomérulaire

Lors de la description de la formation des glomérules pronéphrétiques, il avait été indiqué que des petits vaisseaux sanguins à dispositions segmentaires partaient de l'aorte pour pénétrer dans le complexe glomérulaire, et que de bonne heure le troisième vaisseau du côté droit présentait une branche, qui se faisait suivre dans la paroi ventrale de la chambre droite (fig. 36a). Cette branche est devenue un vaisseau important lorsque les organes intestinaux se sont développés. Au stade de la larve de 8 mm (fig. 28) elle se montrait déjà de façon distincte : par le fait que les parties antérieures des glomérules avaient subi un début de dégénérescence, l'origine de l'artère se trouvait déjà reportée jusque près du bord antérieur du glomérule (fig. 36b). En partant de ce point, l'artère passait à travers la partie ventrale de la chambre pronéphrétique droite, se poursuivait le long de la paroi de la cavité péricardio-péritonéale, puis passait à l'ébauche du foie. Chez des larves de 9,3 mm et de 9,6 mm on voyait clairement

les débranchements de cette artère; elle donnait des branches au foie, à la vessie biliaire, à l'estomac et à la partie antérieure de l'intestin. Cette artère, qui était issue d'une branche d'une artère glomérulaire, s'était donc développée en artère mésentérique antérieure (*).

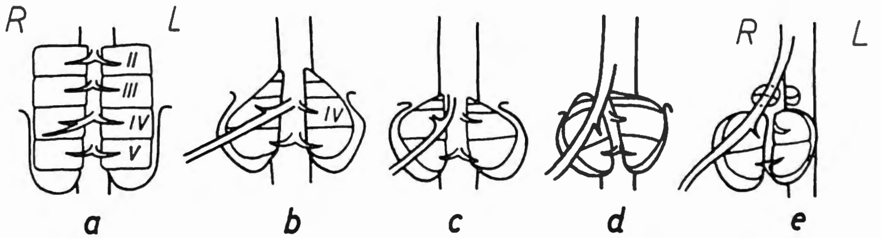


Fig. 36. — Schéma de la transformation des glomérules pronéphrétiques sous l'influence de l'artère mésentérique dans des stades successifs. Les chiffres romains indiquent les métamères auxquels les parties glomérulaires correspondraient. — L : côté gauche — R : côté droit.

Cette artère sera de grande importance pour l'appareil glomérulaire dans les stades suivants. Les larves de 9,3 mm et de 9,6 mm montraient déjà clairement dans quel sens sa partie antérieure influençait la position des glomérules : la cloison entre les deux chambres y avait déjà été entraînée légèrement vers la droite (figs. 32 et 33). Ceci veut dire qu'une partie de la chambre gauche était venue se situer en dessous de l'aorte. Ces transformations ne sont en somme que le début de tout un processus, qui s'opèrera pendant une période de la vie larvaire.

Chez une des larves de 24 mm les déplacements, provoqués par cette artère, se limitent encore à la partie antérieure du complexe glomérulaire (fig. 38). Mais chez celles de 27 mm (fig. 54), de 29 mm (figs. 39 et 40) et de 32 mm, la chambre gauche se trouve bel et bien entraînée sous l'aorte. Chez celles de 37 mm (fig. 41) et de 45 mm (fig. 42), cette chambre gauche se trouve quasi complètement à droite du plan médian. Pendant ces déplacements la chambre droite a conservé plus ou moins son diamètre transversal (80 à 90 μ), mais la chambre gauche est devenue très aplatie et très élargie (à diamètre transversal allant jusqu'à 250 μ) (fig. 42). Cependant lorsque cette chambre gauche est arrivée du côté droit de l'aorte, la plasticité de ses parois fait qu'elle reprend un peu sa forme normale et devient de nouveau moins élongée (diamètre transversal de 160 μ chez la larve de 37 mm : fig. 43).

Puisque les artères sont également des structures fort plastiques et puisqu'elles sont déplacées aisément selon les facteurs qui les influencent,

(*) Quoique cette artère soit décrite sous ce nom-ci chez les poissons, il vaudrait mieux de l'appeler l'artère céliaque.

il n'est pas étonnant que l'origine de l'artère mésentérique se déplace graduellement vers l'avant dans les stades successifs. Tout de même il n'est pas facile de suivre ces déplacements puisque les structures qui pourraient servir de points de référence (segments musculaires, structures occipitales, artères de la région proximale de la moelle épinière, glomérules, artères efférentes branchiales) subissent également des déplacements continuels dans ces stades-là. En tout cas, on voit que chez des larves d'un peu plus de 24 mm, l'artère mésentérique sort de l'aorte à un niveau qui est antérieur à celui des glomérules (fig. 37b) et que chez des larves plus âgées

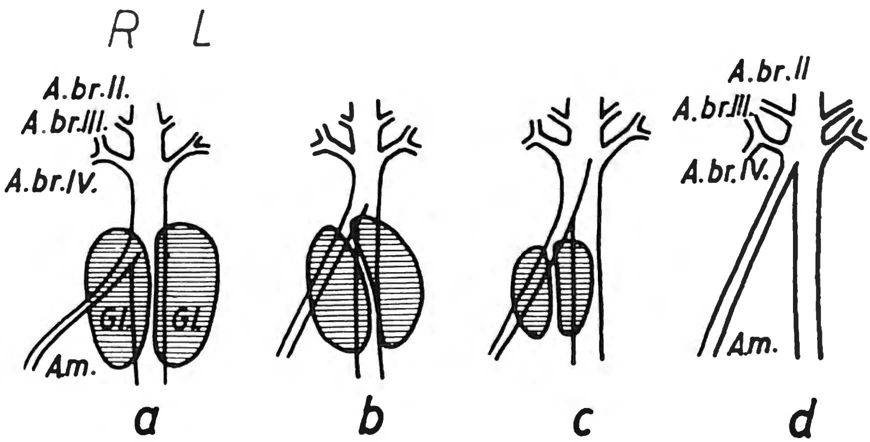


Fig. 37. — Schéma de la transformation de l'artère mésentérique lors de la croissance de la larve. — L : côté gauche — R : côté droit — A.br. II : artère branchiale II — A.m. : artère mésentérique — Gl. : glomérule.

cette origine s'est approchée du tronc efférent commun de la troisième et de la quatrième artère branchiale du côté droit (figs. 37c et 47). Chez des spécimens plus âgés cette artère s'est même reliée à ce tronc commun et en reçoit son sang directement (fig. 37d) (pour plus de détails voyez dans l'étude sur le système branchial : DE SMET, 1965). Tout de même ces dispositions peuvent être assez différentes d'un spécimen à l'autre, tel qu'il ressort des études comparées que POLL & DESWATTINES ont effectuées à ce sujet.

L'effet du déplacement de cette artère mésentérique sur la constitution de la partie antérieure des glomérules est assez différente d'un spécimen à l'autre. C'est pourquoi la disposition chez chaque spécimen étudié sera décrit plus en détail dans le paragraphe suivant. Mais il n'est pas inutile de signaler dès à présent que cette artère peut provoquer lors de son déplacement une isolation bien poussée de ce qui est le reste dégénérant des parties antérieures des glomérules. Une telle partie, surtout celle de gauche, était déjà devenue tellement effilée que la continuité entre les tissus glomérulaires pouvait disparaître facilement. Il s'ensuit donc que parfois une

petite partie du complexe glomérulaire peut se retrouver isolée (voir des exemples dans les figs. 40, 41 et 44). D'autre part la coalescence entre les parties fibreuses de ces glomérules antérieurs et l'artère mésentérique ou la paroi péritonéale va obturer de plus en plus la communication étroite qui existait auparavant entre les chambres pronéphrétiques et la cavité péritonéale.

La conséquence de telles transformations est alors la configuration suivante : les portions glomérulaires antérieures sont devenues plus ou moins indépendantes des structures glomérulaires postérieures (figs. 40 et 41), même plus qu'elles ne l'étaient tout au début de la vie larvaire, mais elles sont tout à fait fibreuses. Les structures postérieures se trouvent du côté droit de l'aorte, mais elles appartiennent à deux chambres, dont l'une est la chambre droite, l'autre la chambre gauche. Ces chambres n'ont plus de communication avec la cavité péritonéale. Elles se trouvent dans un état indéniable de dégénérescence : dans leurs glomérules les vaisseaux se remarquent à peine et les fibres s'y distinguent d'autant mieux. Bientôt ces chambres seront envahies par des hémocytes, qui en résorberont les structures jusqu'à n'en laisser aucune trace.

b) Les phénomènes de dégénérescence des glomérules pronéphrétiques chez les spécimens étudiés

Le processus de la dégénérescence graduelle des chambres pronéphrétiques et de leurs glomérules s'illustre le mieux par une description de leurs constitutions chez plusieurs larves.

Il a déjà été signalé que chez des larves de 8 mm, 9,3 mm et 9,6 mm les premières indications d'une dégénérescence se présentaient dans la partie antérieure de chaque glomérule. Ces phénomènes se remarquent davantage chez de plus grandes larves.

Une des larves de 24 mm, dont les structures pronéphrétiques ont été reconstruites en projection graphique dans la figure 38, possède des chambres pronéphrétiques, dont les parties postérieures ont encore des dispositions assez symétriques. L'artère mésentérique sort de l'aorte à un niveau qui est déjà bien antérieur aux confins des glomérules et elle a déplacé les parties antérieures de ces glomérules vers la droite. Les chambres sont aplaties et élargies. Leur ensemble se trouve au niveau des 4e et 5e segments musculaires (qui proviennent des métamères V et VI). Ceci représente une réduction sensible par rapport aux stades plus jeunes, puisque les glomérules se sont formés au niveau des métamères I à VI. Les parties antérieures des glomérules sont bien réduites en volume et elles s'attachent aux vrais glomérules sous forme d'un bord pigmenté. Dans la figure 45a, qui correspond à la ligne A-B de la figure 38, on voit que ces parties y sont placées sur la paroi de l'artère mésentérique. Puisque ces parties antérieures ne sont pas très volumineuses, elles n'obturent pas encore les communications entre les chambres et la cavité péritonéale.

U n e a u t r e l a r v e d e 2 4 m m montre des structures semblables; mais la chambre gauche y est moins déplacée vers la droite et l'ensemble glomérulaire ne se trouve pas si loin déplacé vers l'arrière.

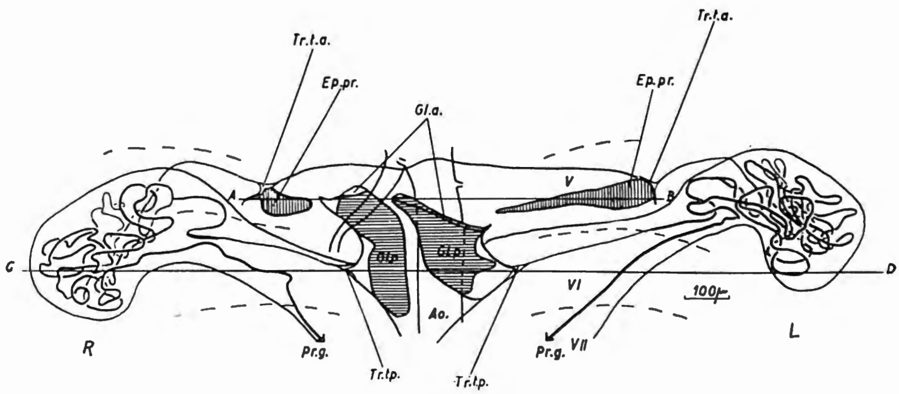


Fig. 38. — Reconstruction du pronéphros d'une larve de 24 mm, vu du côté ventral. Les chiffres romains indiquent la métamère dont provient le segment musculaire. La ligne A-B indique le niveau de la section de la fig. 45 a, la ligne C-D celui de celle de la figure 56. — L : côté gauche — R : côté droit — Ao. : aorte — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — Gl. a. : partie antérieure du glomérule — Gl.p. : partie postérieure du glomérule — Pr.g. : conduit pronéphrétique — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — Tr.t.p. : entonnoir du tube postérieur.

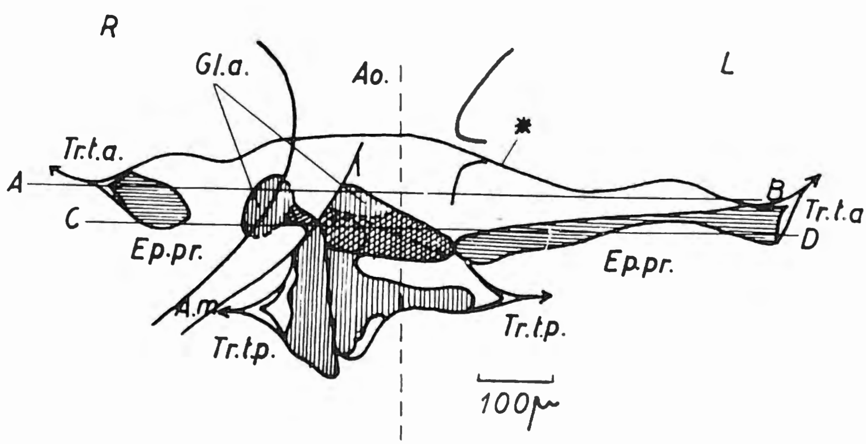


Fig. 39. — Reconstruction graphique des structures glomérulaires d'une larve de 29 mm vues du côté ventral. Les indications sont les mêmes que dans la figure précédente. — * : limite antérieure de la cavité péritonéale au-dessus du pharynx — La ligne A-B représente le niveau de la section des figures 44 et 45b, la ligne C-D celui de celle de la figure 45c.

U n e p r e m i è r e l a r v e d e 2 9 m m présente un déplacement prononcé de ses chambres vers la droite (fig. 39). La chambre gauche se trouve donc placée sous l'aorte et elle est bien aplatie (voyez ses dimen-

sions au tableau I). La partie antérieure de son glomérule est fort étirée dans le sens transversal et elle obture presque complètement la communication de cette chambre gauche avec la cavité péritonéale. La partie antérieure du glomérule droit est plus réduite et elle est sise sur les parois latérale et dorsale de la cavité péritonéale. La communication de la chambre droite avec cette cavité est donc également fort limitée. Les figures 44 et 45b laissent voir le bout antérieur de ces glomérules tel qu'il se présente au niveau de la ligneA-B de la figure 39; on y remarque comment la communication entre chambres et cavité péritonéale est fort rétrécie. La figure 45c se trouve à un niveau qui est de 35 μ plus caudale que le précédent : elle correspond à la ligne C-D de la figure 39. L'artère mésentérique antérieure de cette larve est bien grande (son calibre est d'un quart de celui de l'aorte tel qu'on le voit à la fig. 44) et elle est déjà en communication avec le tronc efférent branchial droit. Signalons aussi que les artères sous-clavières de cette larve se trouvent à un niveau assez antérieur, celle de droite passe même au-dessus du bord postérieur de la chambre droite (ce qui n'est pas indiqué dans la fig. 39).

Une autre larve de 29 mm montre un plus fort déplacement de ses structures glomérulaires vers la droite (fig. 40). La partie antérieure du glomérule droit est fortement aplatie et a été tranchée en deux parties, dont une se trouve comme un bourrelet sur la paroi de

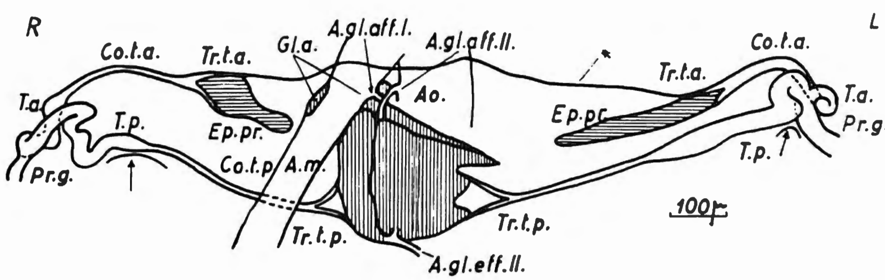


Fig. 40. — Reconstruction graphique des structures glomérulaires et des tubes d'une autre larve de 29 mm, vues du côté ventral. — L : côté gauche — R : côté droit — A.gl.aff. I : artère glomérulaire afférente de la partie antérieure du glomérule — A.gl. aff. II : artère glomérulaire afférente de la partie postérieure du glomérule — A.gl. eff. II : artère glomérulaire efférente de la partie postéireure du glomérule — Ao. : aorte — A.m. : artère mésentérique — Co.t.a. : collet du tube antérieur — Co.t.p. : collet du tube postérieur — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — Gl.a. : partie antérieure du glomérule — T.a : tube antérieur — T.p. : tube postérieur — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — Tr.t.p. : entonnoir du tube postérieur.

l'artère mésentérique. Ces parties antérieures de ces glomérules sont maintenant tellement en coalescence avec la paroi dorsale de la cavité péritonéale que les minces communications qui existaient chez les larves précédentes entre les cavités des chambres et la cavité péritonéale viennent d'être obstruées. De même que chez l'autre larve de 29 mm, l'artère sous-

clavière droite passe au-dessus des parties postérieures des chambres. Dans les glomérules les artérioles se remarquent mieux que chez les autres larves (voir fig. 40) : le glomérule droit reçoit son sang par une petite branche de l'artère mésentérique, celui de gauche par une petite branche de l'aorte. D'autres artérioles, qui sont probablement efférentes, se trouvent près du bord postérieur du complexe glomérulaire; elles s'unissent en une branche commune qui se situe dans le septum entre les chambres et qui atteint l'aorte.

Une larve de 27 mm, quoiqu'étant plus petite que les deux précédentes, présente un état plus avancé de dégénérescence de ses chambres que celles-là; il en va de même pour les structures de son crâne, tel que PEHRSON (1947) l'a établi. Cette larve montre une anomalie intéressante par le fait que trois tubes communiquent avec le conduit pronéphrétique du côté gauche (fig. 54); la description de cette structure anormale est donnée à la fin de ce chapitre-ci. La chambre gauche est fort déplacée vers le côté droit; elle est d'ailleurs bien élargie. La chambre droite est plutôt raccourcie en largeur (voyez les données dans le tableau I, plus les figures 54 et 55). La partie antérieure du glomérule droit s'est détachée du reste et se trouve sur la paroi droite de l'artère mésentérique, tout comme chez la larve précédente. A cause de cette disposition des parties glomérulaires antérieures, les cavités des chambres ne sont pas en communication avec la cavité péritonéale (fig. 45d).

Une larve de 32 mm présente des structures dont quelques aspects sont moins avancés que chez les larves précédentes. Par exemple l'artère mésentérique y a une origine moins antérieure que chez les autres larves et sa partie proximale est attachée complètement à la paroi dorsale de la cavité péritonéale. Le glomérule fort réduit du côté droit est attaché sur cette artère (fig. 41). En inspectant la série des coupes on constate qu'un passage entre la chambre pronéphrétique du côté droit et la cavité péritonéale subsiste encore, quoiqu'étant fort limité. Ce glomérule antérieur se caractérise par la présence d'un bon nombre de mélanophores (fig. 41).

Une larve de 36 mm montre des chambres pronéphrétiques dont le passage péritonéal est obturé. La chambre gauche se trouve vraiment du côté droit de l'aorte. L'origine de l'artère mésentérique antérieure se situe près du tronc efférent branchial droit.

Une larve de 45 mm possède des chambres qui sont situées toutes les deux du côté droit de l'aorte (fig. 43). Elles sont fort réduites en longueur (voyez les dimensions au tableau I). Il est remarquable qu'elles sont situées à un niveau assez postérieur, notamment à la hauteur du 5me segment musculaire. Un déplacement de ces chambres en sens postérieur a donc eu lieu. De plus, leurs artérioles glomérulaires se sont assez élongées lors de ce processus et les parties antérieures dégénérées des glomérules ont été étirées. La partie du glomérule droit est attachée à

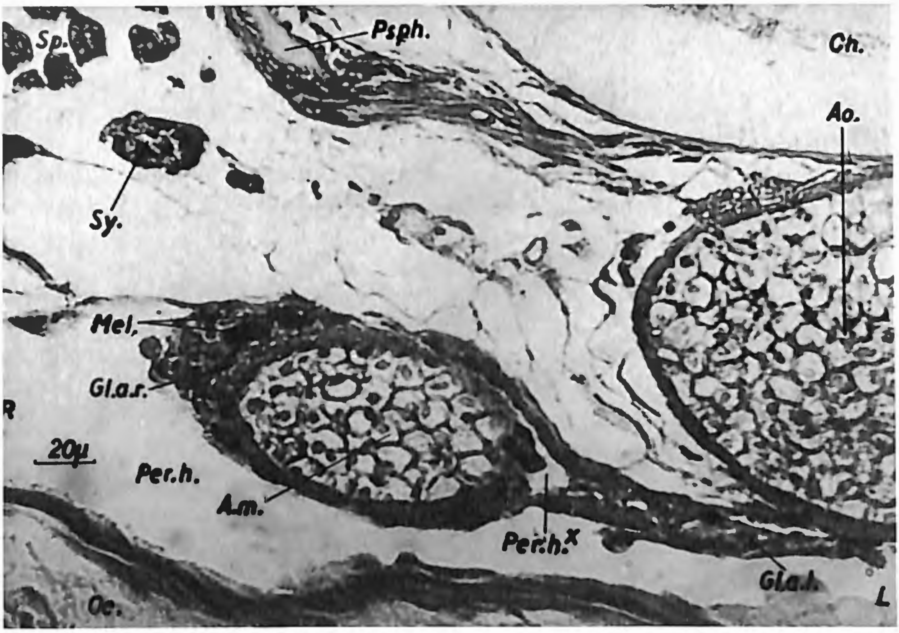


Fig. 41. — Section à travers les glomérules antérieurs de la larve de 32 mm. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Gl.a.l. : glomérule antérieur gauche — Gl.a.r. : glomérule antérieur droit — Mel. : mélanophore — Oe : œsophage — Per. h. : cavité péritonéale — Per. h. * : partie isolée de la cavité péritonéale — Psph. : parasphénoïde — Sp : tissu musculaire — Sy : chaîne sympathique.

l'artère mésentérique près de l'origine de celle-là. Aucune communication entre les chambres et la cavité péritonéale n'y est restée.

Une larve de 45 mm de l'espèce *Polypterus bichir bichir* est assez différente de celle de l'espèce *Polypterus senegalus senegalus*. Les chambres pronéphrétiques de ce spécimen sont isolées l'une de l'autre et se situent des deux côtés de l'aorte (au lieu d'être approchées l'une de l'autre et d'être déplacées vers la droite). Malgré une atrophie bien avancée des conduits pronéphrétiques, les chambres se sont bien conservées. Celle de droite a une longueur de 225 μ, mais celle de gauche n'a que 50 μ de longueur. Une communication avec la cavité péritonéale ne se fait pas remarquer. Des artérioles s'y remarquent encore distinctement. Des structures glomérulaires dégénérées se trouvent des deux côtés de la partie initiale de l'artère mésentérique et elles rappellent l'existence de glomérules antérieures. La situation des artères sous-clavières est différente de celle de l'autre espèce : l'artère droite passe au-dessus de la chambre correspondante, la gauche en avant d'elle. Il est possible que plusieurs de ces différences soient propres à l'espèce, mais on ne peut pas en dire davantage.

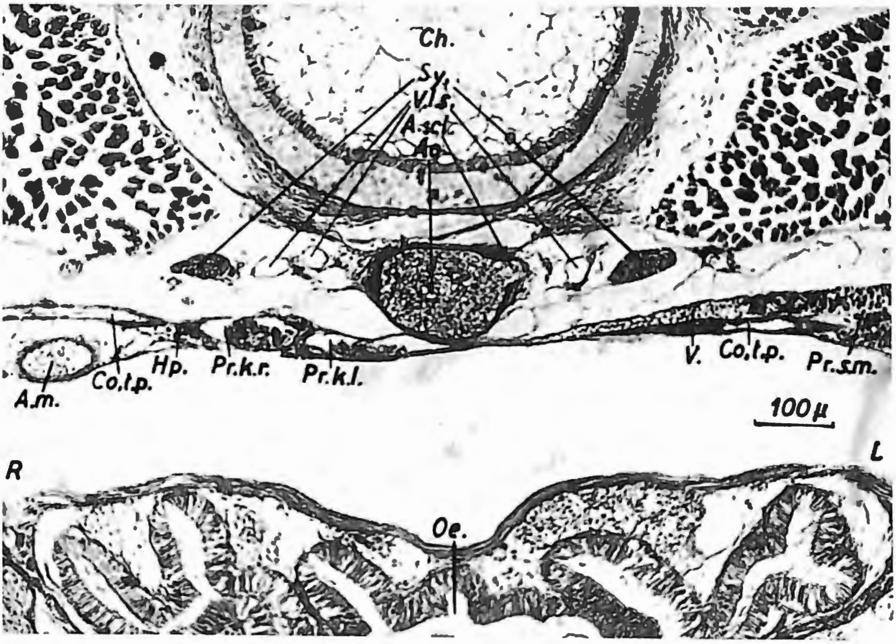


Fig. 42. — Section à travers la région glomérulaire de la larve de 45 mm. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — A.scl. : artère sous-clavière — Ao. : aorte — Ch. chorde dorsale — Co.t.p. : collet du tube postérieur — Hp : tissu hématopoïétique — Oe : œsophage — Pr.k.r. : chambre pronéphrétique gauche — Pr.k.r. : chambre pronéphrétique droite — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Sy. : chaine sympathique — V. : veine — V.l.s. : vaisseau lymphatique sous-vertébral.

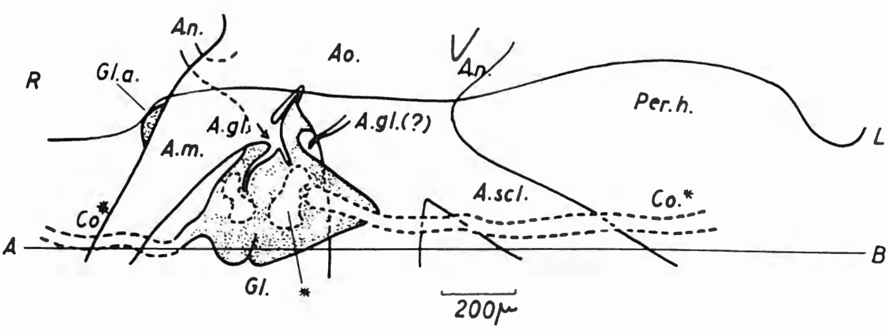


Fig. 43. — Reconstruction graphique des structures glomérulaires dégénérantes de la larve de 37 mm, vue du côté ventral. La ligne A-B indique le niveau de la ligure 49. — L : côté gauche — R : côté droit — A.gl. : artère glomérulaire — A.m. : artère mésentérique — A.n. : artère de la moelle — A.scl. : artère sous-clavière (celle-ci occupe chez cette larve-ci une position anormale) — Co. * : reste du collet — Gl. : glomérule — Gl.a. : glomérule antérieur — Per.h. : cavité péritonéale. — * : cavité dans le tissu glomérulaire.

U n e l a r v e d e 3 7 m m est intéressante à cause de l'atrophie avancée de son appareil glomérulaire (même beaucoup plus que chez les deux larves de 45 mm). Les chambres postérieures ne sont représentées

que par une masse de tissu glomérulaire, plein de vaisseaux grand ouverts et situé à droite de l'aorte (fig. 43). Des artérioles y pénètrent en sortant de l'artère mésentérique; leur disposition est donc bien différente de celle chez les autres larves, ce qui permet de supposer qu'il s'agit ici de néo-formations. Les parties antérieures des glomérules subsistent sous forme d'une masse fibreuse, qui est fixée sur l'artère mésentérique. On voit donc ici clairement des différences entre les façons de dégénérescence des parties des glomérules : les parties antérieures se sont réduites en masse fibreuse, les parties postérieures sont résorbées par un processus d'hémorragie.

Malheureusement l'étape suivante n'est représentée que par un spécimen de 76 mm. Les glomérules et les chambres de ce spécimen ont disparu, mais des restes peu indiqués peuvent en être repérés sous forme d'une structure mal définie de fibres, de mélanophores et de corpuscules sanguins, qui se trouve dans la paroi dorsale de la cavité péritonéale en dessous de l'artère sous-clavière droite. Plus en avant, le long de la partie initiale de l'artère mésentérique, il y a une structure fibreuse qui pourrait représenter des restes d'une partie antérieure d'un glomérule.

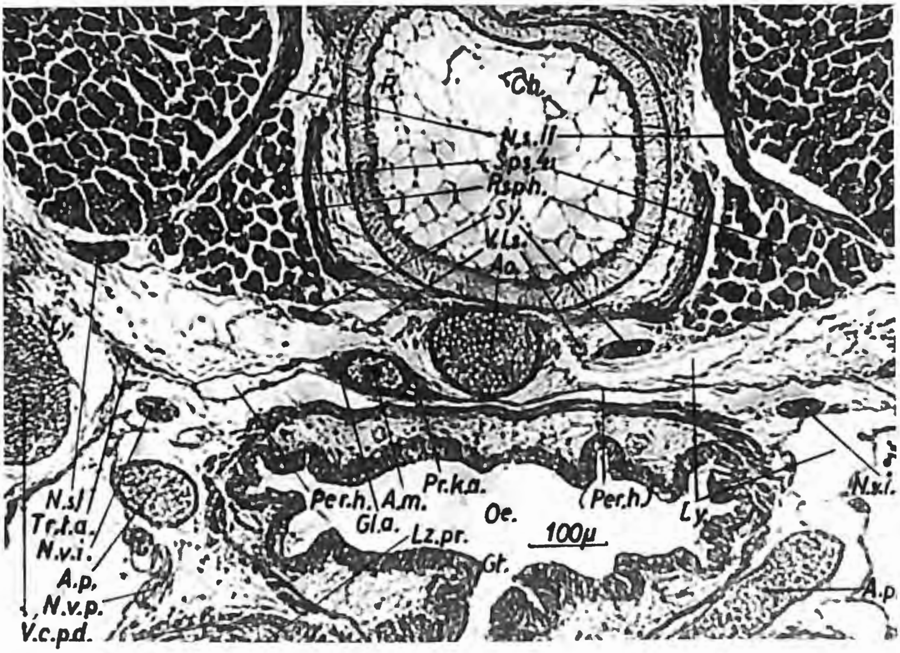


Fig. 44. — Section à travers les glomérules extérieures d'une larve de 29 mm. Cette section répond à la ligne A-B des figures 39, 46 et 47. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — A.p. : artère pulmonaire — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Gt. : glotte — Ly. : vaisseau lymphatique — Gl.a. : glomérule antérieur — Lz.pr. : sac aérien principal — N.s. II : deuxième nerf spinal — N.v.i. : nerf vague, partie intestinale — N.v.p. : nerf vague, partie pulmonaire — Oe : œsophage — Per.h. : cavité péritonéale — Pr.k.a. : partie antérieure de la chambre pronéphrétique (là où elle passe à la cavité péritonéale) — Psph. : parasphénoïde — Sps. 4 : quatrième segment musculaire — Sy : chaîne sympathique — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — V.c.p.d. : veine cardinale antérieure droite — V.l.s. : vaisseau lymphatique sous-vertébral.

Un spécimen de 80 mm de *Polypterus bichir lapradei* présente des dispositions analogues : une structure peu définie, riche en corpuscules sanguins, et une autre, qui est plutôt fibreuse, se reconnaissent aux endroits correspondants. Chez ce spécimen-ci l'artère mésentérique est devenue complètement tributaire du tronc commun efférent de la troisième et de la quatrième artères branchiales droites (voir DE SMET, 1965).

Un spécimen de 101 mm de l'espèce habituelle *Polypterus senegalus senegalus* et un de 125 mm de *Polypterus bichir bichir* ne montrent plus de traces de structures glomérulaires. L'origine de leur artère mésentérique est la même que chez le spécimen précédent. La même chose peut se dire pour les spécimens adultes.

Il convient de noter ici que les études assez superficielles d'ABDEL-AZI, (1956) sur une larve de 39 mm et de GUITEL (1914) sur une larve

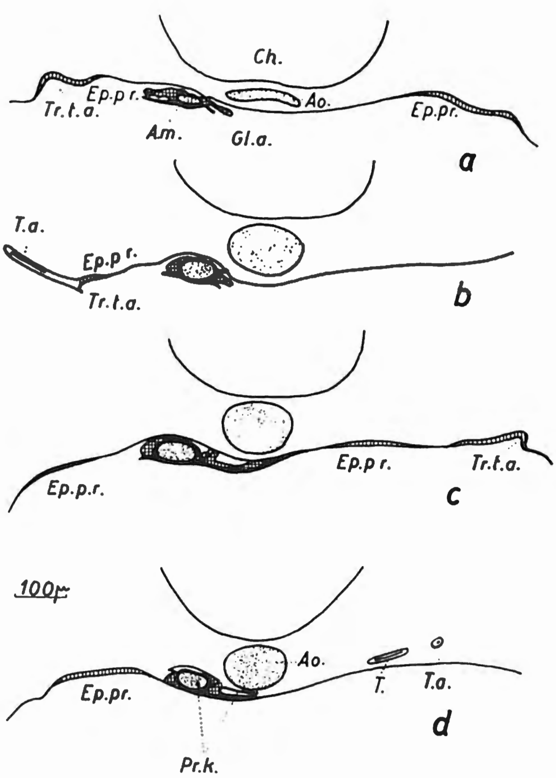


Fig. 45. — Images indiquant l'influence de l'artère mésentérique sur les rapports des parties antérieures des glomérules avec la cavité péritonéale. — a : chez une larve de 24 mm (cette section répond à la ligne A-B de la fig. 38) — b : chez une larve de 29 mm (cette section est légèrement antérieure à celle de la figure 44 et répond donc plus ou moins à la ligne A-B de la figure 39) — c : chez la même larve, 35 μ plus en arrière (ligne C-D de la figure 39) — d : chez une larve de 27 mm (ligne A-B de la figure 54) — A.m. : artère mésentérique — Ao. : aorte — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — Ch. : chorde dorsale — Pr.k. : chambre pronéphrétique — T. : tube — T.a. : tube antérieur — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur.

de 59 mm, n'ont rien renseigné sur les structures glomérulaires pronéphrétiques. La description que BUDGETT (1902) a fait d'une larve de 30 mm et qui était devenue classique dans la littérature zoologique, contient des données mais celles-ci sont assez différentes de ce qui vient d'être décrit ici. En effet, cet auteur décrivait deux chambres pronéphrétiques et croyait percevoir l'existence d'un canal péritonéal entre une chambre et la cavité péritonéale. Puisqu'aucune des larves décrites ci-dessus ne montre rien de semblable, la supposition de BUDGETT ne peut être soutenue. C'est pourquoi il est important de demander toute réserve pour cette étude-ci et de noter que KERR (1907) y a déjà indiqué plusieurs erreurs.

B. Les transformations des sinus pronéphrétiques et des conduits pronéphrétiques

1. Les sinus pronéphrétiques

Les spécimens de plus de 24 mm montrent des sinus pronéphrétiques, qui sont assez différents de ceux des larves de moins de 9,6 mm. En

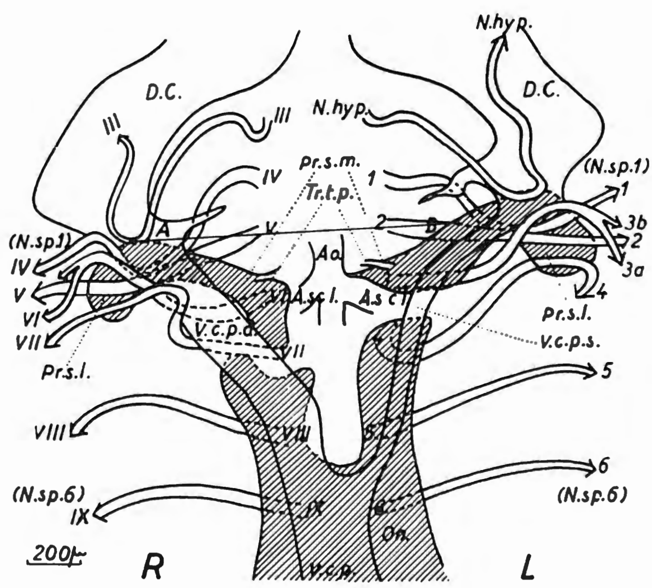


Fig. 46. — Reconstruction graphique du système excréteur antérieur et des nerfs troncaux antérieurs chez une larve de 29 mm, vus du côté ventral. La ligne A-B répond au niveau de la figure 44. — L : côté gauche — R : côté droit — A.scl. : artère sous-clavière — Ao : aorte — D.C. : conduit de Cuvier — N.hyp. : nerf hypoglosse — N.sp. : nerf spinal (ceux-ci sont numérotés selon leur succession pour le côté gauche de la larve et selon le métamère correspondant pour le côté droit de la larve) — On. : opisthonéphros — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Tr.t.p. : entonnoir du tube postérieur — Vc.p. : veine cardinale postérieure — V.c.p.d. : veine cardinale postérieure droite — V.c.p.s. : veine cardinale postérieure gauche.

effet, chaque sinus est devenu maintenant un organe hématopoïétique, dans lequel plusieurs veines se rencontrent et dans lequel les circonvolutions de la partie antérieure du conduit pronéphrétique du même côté sont situées.

Puisque les dispositions et les transformations de ces sinus ont déjà fait l'objet de descriptions dans l'étude sur le développement du système veineux des Polyptères (DE SMET, 1969), on peut se limiter ici à quelques notions et renvoyer pour d'autres renseignements à cette étude-là.

La forme générale du sinus mérite tout de même une attention particulière. Quoique chaque sinus soit enveloppé d'une gaine fibreuse, il est cependant un organe très plastique, qui subit les pressions des structures environnantes. Il ne doit donc pas étonner que sa forme change graduellement. Les données contenues dans le tableau I et une inspection des figures de ce chapitre-ci sont suffisamment informatives pour s'en faire une idée. On constate en effet que, tandis que le sinus se présentait comme un organe assez arrondi chez des larves de 5,5 mm et de 8 mm, il était déjà devenu tout autre chez les larves de 9,3 mm et de 9,6 mm par le fait que des nerfs et l'artère sous-clavière s'étaient entaillés dans son bord

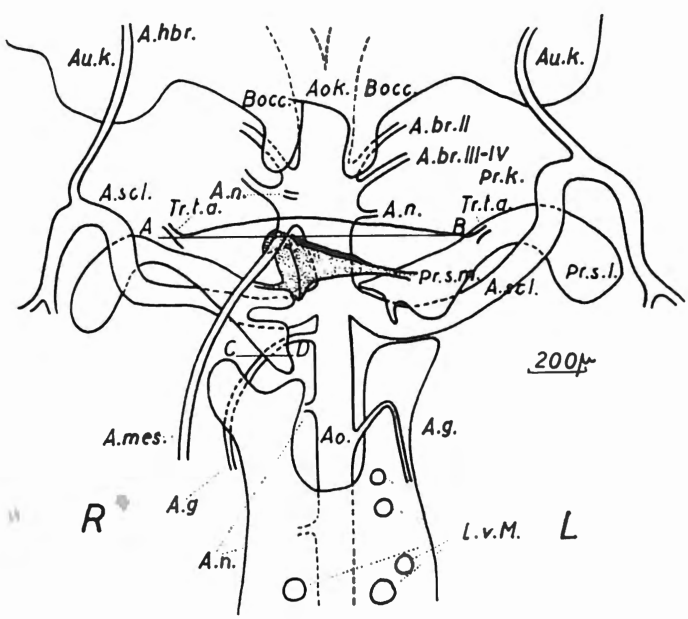


Fig. 47. — Reconstruction graphique du système artériel dans la région pronéphrétique chez une larve de 29 mm, vu du côté ventral. La ligne A-B indique le niveau de la fig. 44, la ligne C-D celui de la figure 2 de l'étude sur les groupements interrénaux (DE SMET, 1970). — L : côté gauche — R : côté droit — A.br. : artère branchiale — A.g. : artère génitale — A.hbr. : artère hyobranchiale — A.mes. : artère mésentérique — A.n. : artère de la moelle épinière — A.scl. : artère sous-clavière — Ao : aorte — Aok. : canal aortique — Au.k. : capsule otique — Bocc. : basioccipital — L.v.M. : corpuscule de Malpighi — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Pr.k. : chambre pronéphrétique — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur.

postérieur. Chez des larves de plus de 24 mm cet entaillement est fort avancé : une vraie encoche s'y est dessinée, dans laquelle il y a trois nerfs (fig. 46) et l'artère sous-clavière (fig. 47). Dès lors, le sinus se laisse diviser en une partie latérale et une partie médiale. Dans la partie latérale il y a surtout des circonvolutions du conduit pronéphrétique, dans l'autre il y a un nombre très limité de ces circonvolutions (ou même pas) plus le

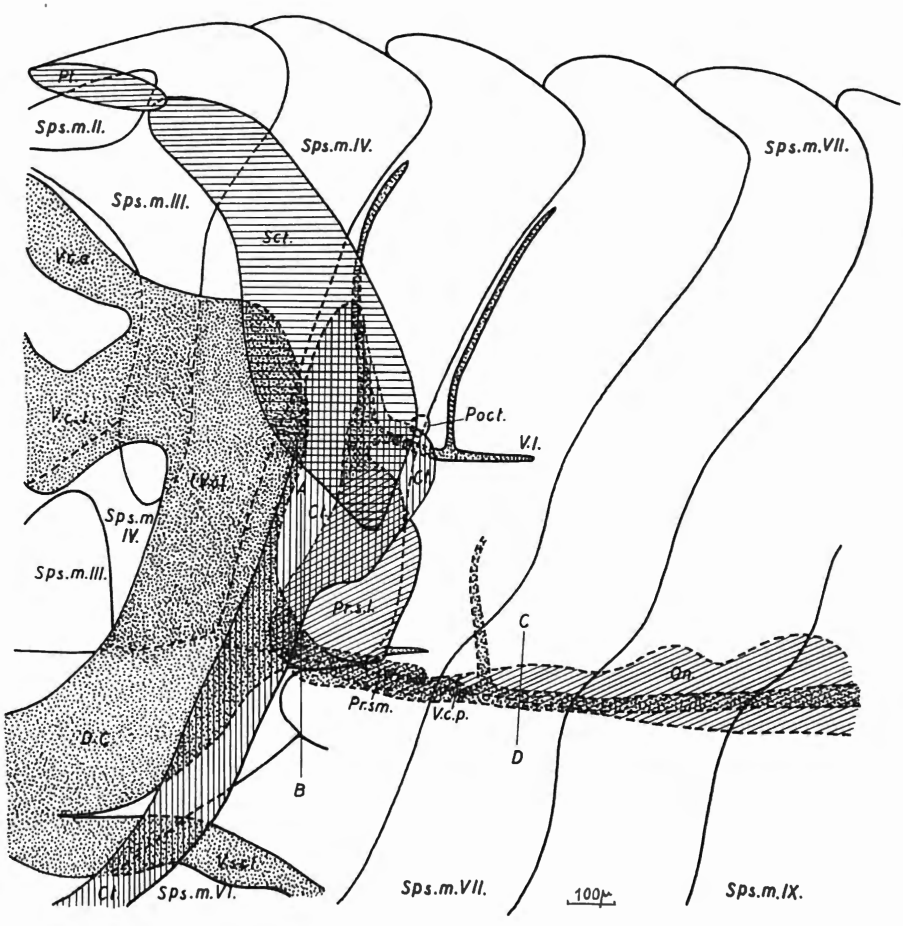


Fig. 48. — Reconstruction graphique des segments musculaires, des plaques osseuses et des veines dans la région pronéphrétique de la larve de 29 mm, vus du côté gauche. — La ligne A-B indique le niveau de la figure 44, la ligne C-D celui de la figure 2 de l'étude sur les groupements interrénaux (DE SMET, 1970). — Ct. : cleithrum — D.C. : conduit de Cuvier — On. : opisthonéphros — Poct. : postcleithrum. — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Pt. : os posttemporal — Sps.m. II : segment musculaire provenant du métamère II — Sct. : supracleithrum — V.c.a. : veine cardinale antérieure — V.c.l. : veine latérale de la tête (vena capitis lateralis) — V.c.p. : veine cardinale postérieure — V.l. : veine latérale — V.scl. : veine sous-clavière.

tube postérieur (venant de la chambre pronéphrétique correspondante) et plus la partie plus droite du conduit (fig. 51).

Dans les stades successifs la partie latérale du sinus devient coincée entre les muscles occipitaux et le derme. Dans le derme de cette région-là une plaque osseuse, le cleithrum, est en train de se développer (figs. 27 et 48; voyez aussi pl. II dans l'étude sur le système veineux, De SMET, 1969). La conséquence en est que chez des spécimens de 37 mm et de 45 mm cette partie latérale se trouve déjà bien éloignée de la partie médiale (fig. 49) et que les deux parties ne s'y relient l'une à l'autre que dans leurs régions antérieures.

La partie médiale du sinus subit plus ou moins le même sort. Chez plusieurs larves elle est en continuité avec le tissu hématopoïétique de l'opisthonéphros. Mais cette continuité disparaît bientôt dans la région

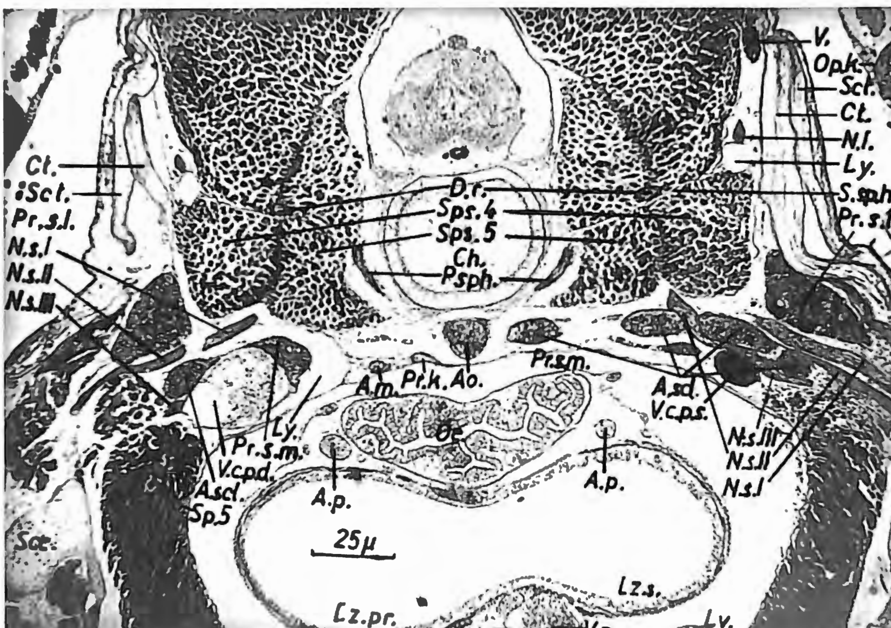


Fig. 49. — Coupe transversale de la larve de 37 mm dans la région pronéphrétique. Cette image répond à la ligne A-B des figures 43 et 53. Remarquez que l'artère sous-clavière gauche a un cours tout à fait anormal : elle se présente quatre fois dans la même coupe. — A.m. : artère mésentérique — A.p. : artère pulmonaire — A.scl. : artère sous-clavière — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — Ct. : cleithrum — D.r. : côte dorsale — Ly. : vaisseau lymphatique — Lz.pr. : sac aérien principal — Lz.s. : sac aérien secondaire — Lv. : foie — N.l. : nerf latéral — N.s. : nerf spinal — Oe. : œsophage — Op. k. : branchie operculaire — Pr.k. : chambre pronéphrétique — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Psph. : parasphénoide — Scc. : scapulo-coracoïde — Sct. : supracleithrum — S.sp.h. : septum horizontal dans les muscles — Sps. 4 : quatrième segment musculaire (provenant du métamère V). — V. : veine — V.p. : veine pulmonaire — V.c.p.d. : veine cardinale postérieure droite — V.c.p.s. : veine cardinale postérieure gauche.

des artères sous-clavières, lorsque ces vaisseaux augmentent en calibre (fig. 47). Cette partie médiale ne suit d'ailleurs pas la croissance de la larve et elle devient graduellement étirée en sens transversal. Finalement elle représente encore à peine un lien entre la chambre pronéphrétique et la partie latérale (voyez un cas extrême à la figure 53). Après l'atrophie de la partie antérieure du conduit pronéphrétique elle peut subsister partiellement le long de la veine cardinale postérieure du côté correspondant (voyez fig. 5 de l'étude sur le système veineux : DE SMET, 1969).

Le contact entre la partie médiale et la partie latérale se dissout souvent à ces stades avancés, selon la façon décrite dans l'étude sur le système veineux. Les deux parties peuvent subsister assez longtemps comme organes à activités hématopoïétiques. Elles peuvent même de retrouver sous forme de vestiges chez des spécimens adultes.

2. Les tubes antérieurs

Les tubes antérieurs avaient déjà perdu toute relation directe avec leurs glomérules correspondants dès les stades des larves de 6,75 mm et de 8 mm. Chez celles de 9,3 mm et de 9,6 mm ce phénomène était encore plus évident : les chambres pronéphrétiques antérieures y étaient devenues des parties intégrales de la cavité péritonéale et les tubes antérieurs s'ouvraient directement dans cette cavité loin de leur glomérule (fig. 23).

A cause du développement de la région occipitale (voyez les détails dans l'étude sur ce développement) et à cause du déplacement concomitant des sinus, les tubes se trouvent déplacés davantage chez les larves entre 24 mm et 27 mm : chaque tube s'approche maintenant du tube postérieur du côté correspondant. A cause de la croissance générale, la cavité péritonéale de ces larves s'est élargie, ce qui fait que la distance entre le tube gauche et le tube droit a augmenté. Le tableau I renseigne sur ces phénomènes chez les larves, tout comme les figures 38, 39 et 40 en sont une illustration.

A ces stades-là chaque tube s'ouvre dans la cavité péritonéale par un élargissement qui a l'aspect d'un entonnoir. Autour de cette ouverture il y a un épithélium qui se distingue nettement de l'épithélium pavimenteux de la cavité péritonéale (ce qui a déjà été décrit dans le chapitre précédent). Il se compose de petites cellules, qui sont presque complètement remplies de leur noyau et qui ont des cils, qui tiennent fixés des débris cellulaires. Ceci représente probablement l'épithélium de la chambre antérieure du début de la vie larvaire. Chez les larves de plus de 24 mm cette plaque épithéliale a été étirée de façon à devenir une bande étendue, qui s'étend dès l'entonnoir jusque tout près du glomérule (voyez figs. 38, 39, 40, 45, 51, 53 et 54). Tout de même cette plaque n'a aucune signification fonctionnelle.

La partie proximale du tube a l'aspect d'un collet (figs. 38, 40, 51 et 52). Sa longueur normale est de 400 μ. Elle se compose de cellules aplaties et

pigmentées, pourvues de longs cils qui retiennent du débris cellulaire. Des mélanophores l'entourent à plusieurs reprises.

Etant entré dans le sinus, le collet montre souvent une courbe assez prononcée et est remplacé alors par un segment à hautes cellules qui sont pourvues d'une bordure en brosse (et qui ont rarement aussi des cils). Ces cellules ressemblent très fort à celles qui sont caractéristiques pour la première zone du segment proximal du conduit pronéphrétique. Parfois des mélanophores entourent cette partie du tube.

A ces stades-ci l'activité de ce tube est probablement bien limitée. En effet, une évacuation du liquide de la cavité péritonéale peut se faire maintenant par des autres voies, notamment les canaux péritonéaux de l'opisthonéphros. Dès le stade des larves de 29 mm la lumière du tube est souvent fermée. Chez une larve de 37 mm le collet a la lumière fermée (fig. 53) et les cellules cylindriques montrent des noyaux ratatinés. Une larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir* présente un état avancé de dégénérescence : du côté gauche le collet a disparu complètement et du côté droit il est partiellement atrophié. Chez le spécimen de 76 mm et chez les plus grands on ne retrouve plus rien de ces tubes antérieurs.

3. Les tubes postérieurs

Les tubes postérieurs des larves de 24 mm à 37 mm se sont modifiées relativement peu par rapport à ceux chez les larves de 9,3 mm et de 9,6 mm. Il y a eu tout de même une augmentation en longueur au fur et à mesure que le sinus s'est éloigné du plan médian (voyez le tableau I et les figs. 38 et 40). Surtout la partie initiale du tube, le collet, s'est allongé graduellement. Pourtant, aucune division cellulaire ne s'y remarque. D'autant plus long qu'est le tube total, d'autant plus aplaties sont les cellules qui constituent le collet.

Par le fait que la chambre gauche est déplacée vers la droite, le collet gauche est coincé entre l'aorte et la paroi dorsale de la cavité péritonéale. Sa lumière se ferme bientôt. Chez la larve de 37 mm ce collet gauche est déjà interrompu et déjà partiellement atrophié (fig. 53). Chez la larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir* ce collet gauche est complètement atrophié, mais le collet droit existe toujours. Chez une larve de 76 mm on ne retrouve plus rien de ces deux collets. Le tissu hématopoïétique qui accompagne le tube jusqu'à la chambre, disparaît également au fur et à mesure que le collet est morcelé.

L'autre partie du tube postérieur est à cellules cylindriques et elle ressemble à la première zone du segment proximal du conduit pronéphrétique. Cette partie ne tarde pas non plus de dégénérer. Des fentes intercellulaires s'intercalent entre les cellules. Les divisions cellulaires ne s'y remarquent pas, excepté un cas unique de division amitotique chez une larve de 24 mm. De même que dans le cas du collet, cette partie a disparu chez des spécimens de 76 mm et chez de plus grands.

4. Les conduits pronéphrétiques

a) La différenciation histologique du conduit pronéphrétique

L'épithélium, qui revêt les conduits pronéphrétiques, n'est point uniforme de constitution. Des différenciations s'y étaient déjà remarquées de bonne heure, même pendant la vie embryonnaire.

Au début de la vie larvaire on pouvait distinguer nettement dans ce conduit un segment proximal à cellules cylindriques, un segment intermédiaire à cellules plus aplaties et un segment distal à cellules plus cubiques. Les tubes antérieurs et postérieurs avaient un aspect qui était identique à celui du segment proximal, excepté pour leur partie initiale. Dans ces stades-là il était remarquable que chaque passage d'un segment à un autre coïncidait avec un changement de direction du conduit.

Mais au fur et à mesure que le conduit s'est allongé et que les circonvolutions se sont augmentées en nombre, l'effet de ce phénomène de coïncidence s'est effacé. A cause de leur disposition originale les circonvolutions du segment distal se sont trouvées concentrées surtout dans la partie latérale du sinus pronéphrétique, celles du segment intermédiaire plutôt dans sa partie antérieure et celles du segment proximal plutôt vers le côté médial. Ces concentrations se sont remarquées lorsque les parties latérale et médiale de chaque sinus se sont distinguées plus nettement à cause du processus d'entaillement qui a été décrit dans le chapitre précédent.

Le maximum de développement des structures épithéliales des conduits se situe probablement entre le stade de la larve de 9,6 mm et celui de celle de 24 mm. D'autre part on ne reconnaissait pas une différenciation si prononcée chez les larves de 9,3 mm et 9,6 mm que chez celles de 24 mm; mais d'autre part les premiers signes d'une dégénérescence se sont déjà manifestés chez ces dernières. Malgré ces premières manifestations de dégénérescence, les larves de 24 mm à 32 mm sont tout de même de bons exemples pour une étude de l'image histologique des conduits et des tubes. En effet, on peut distinguer nettement chez celles les segments consécutifs, même malgré la circonvolution fort prononcée des conduits (figs. 38, 51, 52 et 54). Après une inspection détaillée on peut même reconnaître plusieurs zones dans le segment proximal. Il est frappant de constater alors que ces segments et ces zones se rapportent bien à ceux qu'on retrouve dans les néphrons différenciés de l'opisthonéphros (qui ont déjà été décrites à une autre occasion, DE SMET, 1960).

Le segment proximal se caractérise par son épithélium plutôt cylindrique. On peut y distinguer maintenant quatre zones. Le passage d'une zone à une autre coïncide souvent avec une courbe assez prononcée du conduit.

1ᵉ zone : cellules cylindriques à apex légèrement gonflé; bordure en brosse ou cils (ces derniers parfois fort nombreux); noyau rond à oval, à situation assez basale; cytoplasme basal granulaire, passant à un cytoplasme à vacuoles dans la région du noyau; occasionnellement présence de granules pigmentaires.

2ᵉ zone : cellules moins cylindriques, à apex bien gonflé; bordure en brosse ou cils; noyau rond.

3ᵉ zone : cellules cylindro-cubiques à apex qui fait protrusion; bordure filamenteuse; noyau basal, plus ou moins ratatiné; aspect foncé du cytoplasme.

4ᵉ zone : cellules cubiques, pourvues de cils; membrane basale ridée; cytoplasme à aspect égal; des élargissements ampullaires de ce segment ne sont pas rares.

En comparant (voir tableau II) les longueurs respectives de ces zones à la valeur moyenne des zones correspondantes des néphrons de l'opisthonéphros des spécimens adultes, on rencontre des valeurs assez semblables. Cela vaut également pour les segments eux-mêmes, surtout pour le conduit gauche, mais moins pour le conduit droit. Seule la première zone y fait une exception frappante en étant considérablement moins longue que celle du néphron. Mais si on ajoute à la longueur de cette zone les longueurs respectives des portions distales des tubes (c'est-à-dire les portions qui ont le même aspect que cette première zone), on arrive à une somme qui y répond parfaitement. Le tableau II procure toutes ces données.

Le segment intermédiaire montre des cellules aplaties à longs cils. Souvent celles-ci sont bien pourvues de mélanine. Les limites entre les cellules sont peu distinctes. Dans une coupe au travers d'un tel segment on reconnaît quatre ou cinq noyaux. La membrane basale est souvent bien ridée. A plusieurs reprises des mélanophores enveloppent le segment. L'aspect du segment aussi bien que sa longueur rappellent donc très fort ceux du segment intermédiaire d'un néphron. L'aspect est d'ailleurs également comparable à celui d'un collet.

Le segment distal se distingue par ses cellules cubiques à noyau rond. Des bâtonnets de Heidenhain s'y reconnaissent souvent. Des cils existent irrégulièrement. Des extensions ampoulaires ou des expansions ne sont pas rares non plus. La présence de pigment dans les cellules est irrégulière et elle correspond toujours à un aplatissement de la cellule. Dans la lumière il y a parfois des cristaux ou des noyaux ou des pièces protoplasmiques. Une analogie de l'aspect de ce segment avec celui du néphron s'impose. Une même analogie peut se constater par rapport à la longueur (du moins lorsqu'on prend la partie de ce segment qui se trouve dans la région pronéphrétique).

En quittant la région pronéphrétique le conduit se montre sous forme d'un tube assez rectiligne (fig. 50), à cellules plus ou moins cubiques à

TABLEAU II

Longueur de parties du conduit pronéphrétique

	5,5 mm		*8 mm*		*9,6 mm*		*24 mm*		*27 mm*		*29 mm*		*37 mm*	Néphron (moyenne)
	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	L	
Tube antérieur	300	300	425	475	675	300	775	775	525		550	475	500	
Collet	150	150	150	175	225	225	475	475	350	(225)	400	375	400	(140)
Autre partie	150	150	275	300	450	75	300	300	175		150	100	100	
Tube postérieur	300	300	400	550	350	550	600	600	325		425	850	1 150	
Collet	125	125	150	175	150	225	350	350	150	(350)	225	350	400	
Autre partie	175	175	250	375	200	325	250	250	175		200	500	750	
Segment proximal	950	1 125	1 400	1 900	2 400	1 850	2 450	1 900		(2 075)	1 450		1 450	2 110
Première section							(300)	(200)						790
Deuxième section							1 175	900						650
Troisième section							575	400						390
Quatrième section							400	300						280
Segment intermédiaire	475	650	400	500	550	475	800	600		225	275		450	440
Segment distal	1 525	1 825	1 950	3 700	2 400	2 475	2 925	2 775		2 500	2 375		(1 200)	2 540
Longueur totale du conduit jusqu'au niveau caudal du sinus	2 950	3 600	3 750	6 100	5 350	4 800	6 175	5 275		(4 800)	4 100		(3 100)	

noyau rond, dans lesquelles se remarque peu de différenciation histologique. Cet aspect s'accorde à celui des segments d'union qui relient les néphrons opisthonéphrétiques aux conduits excréteurs. Cette partie répond en somme aux mêmes exigences que ces segments, puisqu'elle relie la structure tubulaire pronéphrétique à la voie d'excrétion de l'opisthonéphros.

b) La dégénérescence des parties antérieures des conduits pronéphrétiques

La dégénérescence, que le conduit pronéphrétique subit dans sa partie antérieure, se remarque bien chez les larves de 24 mm à 37 mm. Dans le segment distal elle se manifeste surtout par une obturation locale de la lumière et par la présence de cellules gonflées, dans le segment proximal plutôt par un détachement des cellules.

La région où cette dégénérescence se manifeste en premier lieu est celle où le conduit passe en dessous de l'artère sousclavière : une obturation locale de la lumière s'y montre déjà chez une larve de 24 mm pour son conduit gauche. Une discontinuité cellulaire complète y est présente chez une larve de 36 mm pour le conduit droit.

Le processus de dégénérescence se montre de toute évidence chez des larves de plus de 36 mm. Généralement il se manifeste le mieux dans le sinus droit; mais chez une larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir*, il est le plus avancé du côté gauche. Chez la larve de 30 mm que BUDGETT a décrit, la dégénérescence semble être plus avancée que chez les larves de 29 mm de l'étude présente.

Un morcellement du conduit ne tarde donc pas de se manifester. Chez la larve de 37 mm ceci est déjà bien avancé, tel que cela ressort de la figure 53. Chez un spécimen de 76 mm ce phénomène est si avancé qu'on ne retrouve que des pièces isolées de ce conduit; elles se composent de

concentrations de cellules cubiques à cytoplasme fortement granulé, dispersées dans le tissu hématopoïétique du sinus. Des spécimens plus grands (p. ex. 101 mm) ne montrent plus rien de ce qui était le conduit.

Pendant que s'opère cette désintégration des conduits, les sinus subissent des modifications qui ont été décrites plus haut. Les circonvolutions deviennent donc de plus en plus concentrées. Ceci se remarque d'ailleurs en comparant entre elles les reconstructions graphiques (figs. 38, 51, 53 et 54). Cependant il faut tenir compte du fait que ces reconstructions ne donnent qu'une idée bien imparfaite de la concentration des circonvolutions. Il suffit de comparer les figures 51 et 52, qui représentent les circonvolutions chez une même larve, mais vues de deux angles différents, pour remarquer les différences de représentation.

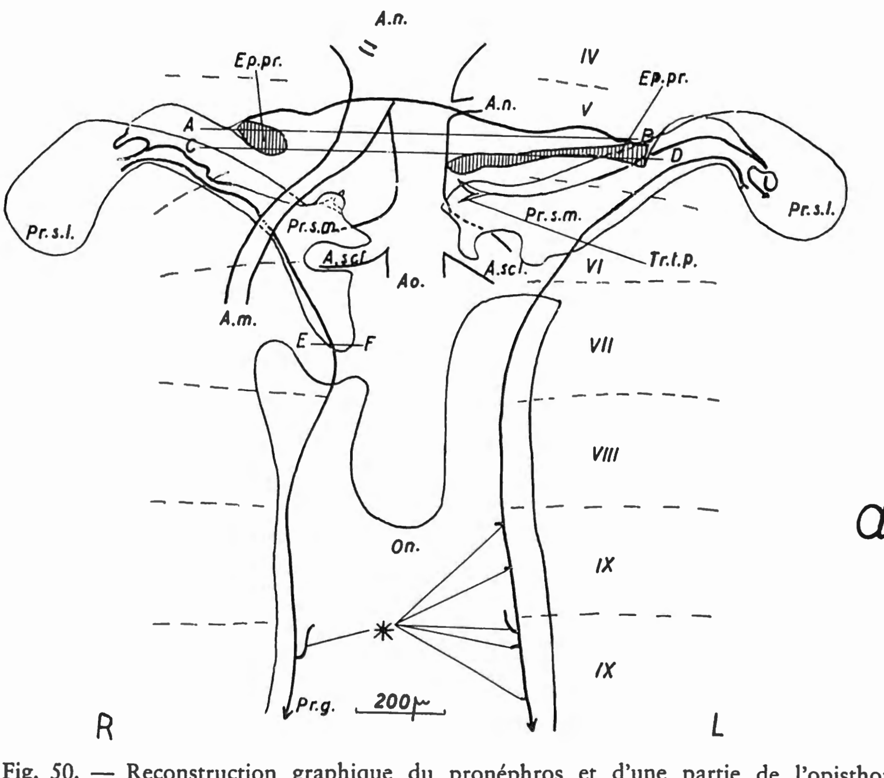


Fig. 50. — Reconstruction graphique du pronéphros et d'une partie de l'opisthonéphros d'une larve de 29 mm vus du côté ventral. Les chiffres romains indiquent les métamères dont proviennent les segments musculaires. La ligne A-B répond au niveau des figures 44 et 45a, la ligne C-D à celui de la fig. 45c, la linge E-F à celui de la fig. 2 de l'étude sur les groupements interrénaux (DE SMET, 1970). — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — A.n. : artère de la moelle épinière — A.scl. : artère sousclavière — Ao. : aorte — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — On. : opisthonéphros — Pr.g. : conduit pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Tr.t.p. : entonnoir du tube postérieur — * : débouchements de néphrons opisthonéphrétiques dans le conduit pronéphrétique.

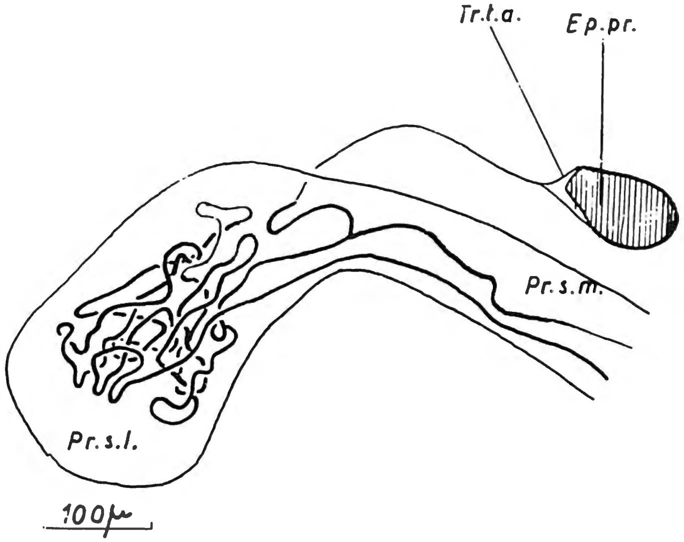


Fig. 51. — Reconstruction graphique des circonvolutions du conduit dans le sinus pronéphrétique droit d'une larve de 29 mm, vues du côté ventral. — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur.

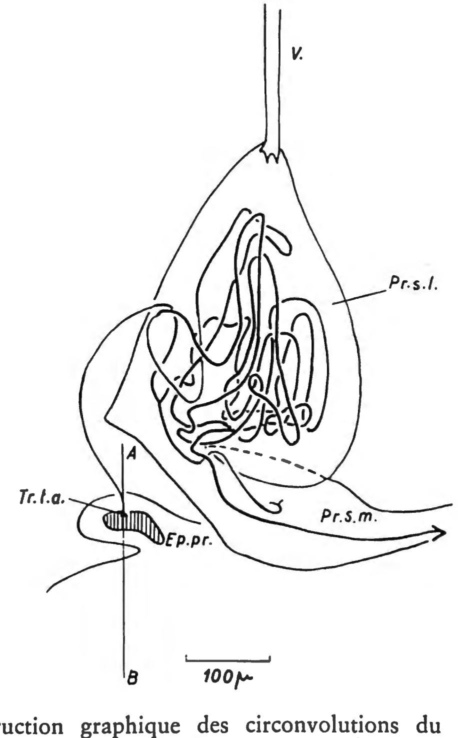


Fig. 52. — Reconstruction graphique des circonvolutions du conduit dans le sinus pronéphrétique droit d'une larve de 29 mm, vues du côté latéral. — Les indications sont les mêmes que dans la figure précédente. — La ligne A-B répond au niveau de la fig. 44.

Il faut signaler ici que les différentes parties du conduit montrent des différences par rapport à la progression des phénomènes de la dégénérescence. Par exemple : le phénomène se remarque le moins dans le segment intermédiaire; celui-ci se conserve mieux que les autres et est même resté complet chez des larves de 37 mm (fig. 53) et de 45 mm.

Le segment proximal subit plutôt une dégénérescence graduelle. Elle se manifeste la première fois chez la larve de 27 mm : lumière fermée localement, nombreuses fentes intercellulaires, immigration considérable de lymphocytes, vacuoles écumeuses dans le cytoplasme et un cas unique de division amitotique. Chez des larves de 37 mm et 45 mm les images de dégénérescence sont déjà bien différentes : cellules aplaties à noyau picnotique, à apex percé, et à membrane basale ridée, ou bien cellules gonflées à cytoplasme écumeux et à noyau hyalin ou vacuolisé, ou bien cellules détachées. Plus d'une fois la lumière est remplie par un liquide muqueux qui est riche en pigment. Chez la larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir* la continuité de ce segment proximal n'existe plus.

Le segment distal est également bien susceptible à la dégénérescence. Déjà chez la larve de 24 mm on y remarque des cellules gonflées à noyau aplati ou ratatiné et à cytoplasme hyalin. Le processus avance si vite qu'il n'est même plus possible chez une larve de 37 mm de suivre le parcours de ce segment (fig. 53). Une larve de 45 mm montre un segment distal encore complet dans son sinus gauche, mais déjà incomplet dans le sinus droit. Une autre larve de 45 mm, appartenant à l'espèce *Polypterus bichir bichir* ne montre que des fragments de ce segment.

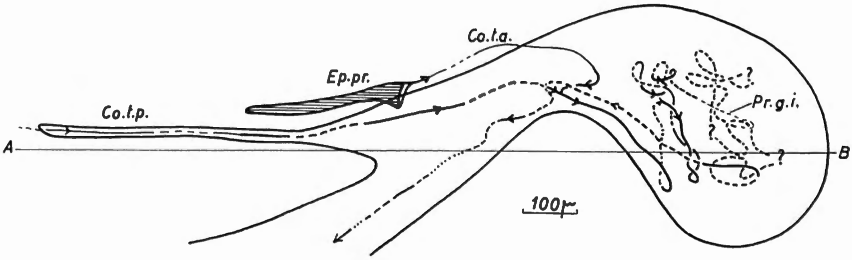


Fig. 53. — Reconstruction graphique du sinus pronéphrétique gauche de la larve de 37 mm, vu du côté ventral. Les lignes interrompues indiquent les zones du conduit où la lumière fait défaut. La ligne A-B indique le niveau de la figure 49. — Co.t.a. : collet du tube antérieur — Co.t.p. : collet du tube postérieur — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — Pr.g.i. : segment intermédiaire du conduit pronéphrétique.

La dégénérescence s'applique également à toute la partie du conduit pronéphrétique qui est comprise entre le sinus et les premiers néphrons opisthonéphrétiques (ces derniers se trouvent d'habitude au niveau du 8me segment musculaire : fig. 50). Cette dégénérescence s'était déjà manifestée en premier lieu là où le conduit passe sous l'artère sous-clavière. Tel qu'il a été signalé plus haut, une larve de 24 mm en montre les pre-

miers indices. Chez une larve de 36 mm le conduit droit est complètement décomposé à ce lieu-là. Chez la larve de 37 mm le conduit est déjà partiellement absent dans le territoire entre l'artère sous-clavière et les néphrons de l'opisthonéphros, quoiqu'il subsiste toujours dans le sinus (fig. 53). Des cas moins prononcés de dégénérescence se rencontrent chez des larves de 45 mm. Mais chez un spécimen de 76 mm le conduit a complètement disparu dans toute la région entre le sinus et les premiers néphrons opisthonéphrétiques.

Néanmoins des restes isolés de ces tronçons de conduit peuvent subsister chez des spécimens adultes en front des néphrons les plus antérieurs. On en voit par exemple chez un *Polypterus retroponnis retropinnis* VAILLANT de 205 mm : une structure épithéliale tubulaire, longue de 420 μ, se trouve dans la gaine de l'opisthonéphros du côté droit en front des premiers néphrons opisthonéphrétiques (voir fig. 22 de l'étude sur l'opisthonéphros). JUNGERSEN (chez *Polypterus bichir bichir*) et LEBEDINSKY (chez *Calamoichthys calabaricus*) ont décrit des conduits urinaires dont la partie antérieure se terminait en cul-de-sac, ce qui veut dire que des parties de ces conduits se trouveraient donc en front des premiers néphrons opisthonéphrétiques. Si leur description est exacte, elle est une bonne illustration de la possibilité d'existence de parties non fonctionnelles du conduit.

Chez les Polyptères, la partie post-pronéphrétique du conduit devient le conduit urinaire de l'opisthonéphros du côté correspondant. Il ne participe nullement à l'évacuation des produits génitaux et il n'est jamais remplacé par un autre conduit. C'est pourquoi il est à conseiller de ne pas y appliquer le terme de « canal de Wolff ».

Signalons que les néphrons sont présents depuis le troisième segment opisthonéphrétique (fig. 50). Cette disposition peut tout de même se modifier avec l'âge, de sorte que chez les spécimens adultes les néphrons les plus antérieurs vont se retrouver dans le quatrième ou cinquième métamère rénal (pour plus de détails, voir dans l'étude sur l'opisthonéphros).

5. Une anomalie remarquable des structures pronéphrétiques

Il vaut la peine de signaler ici une anomalie qui existe chez une larve de 27 mm : le côté gauche de cette larve présente dans ses structures pronéphrétique trois tubes au lieu de deux (fig. 54). Deux tubes s'ouvrent dans la chambre pronéphrétique et un dans la cavité péritonéale. A cause des déplacements que ces tubes ont subi, l'ouverture de celui de la cavité péritonéale se trouve cependant à un niveau plus postérieur que celle d'un des deux tubes de la chambre.

L'existence de trois tubes n'est pas quelque chose d'unique. On en voyait plusieurs exemples chez les embryons. D'autre part le côté droit

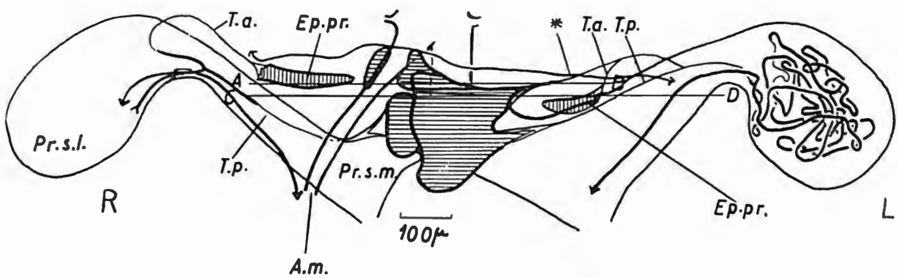


Fig. 54. — Reconstruction graphique du pronéphros de la larve de 27 mm, vu du côté ventral. La ligne A-B répond au niveau de la figure 45d, la ligne C-D à celui de la fig. 55. — A.m. : artère mésentérique — Ep.pr. : épithélium épaissi près de l'entonnoir du tube antérieur — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — T.a. : tube antérieur — T.p. : tube postérieur. — * : tube pronéphrétique supplémentaire.

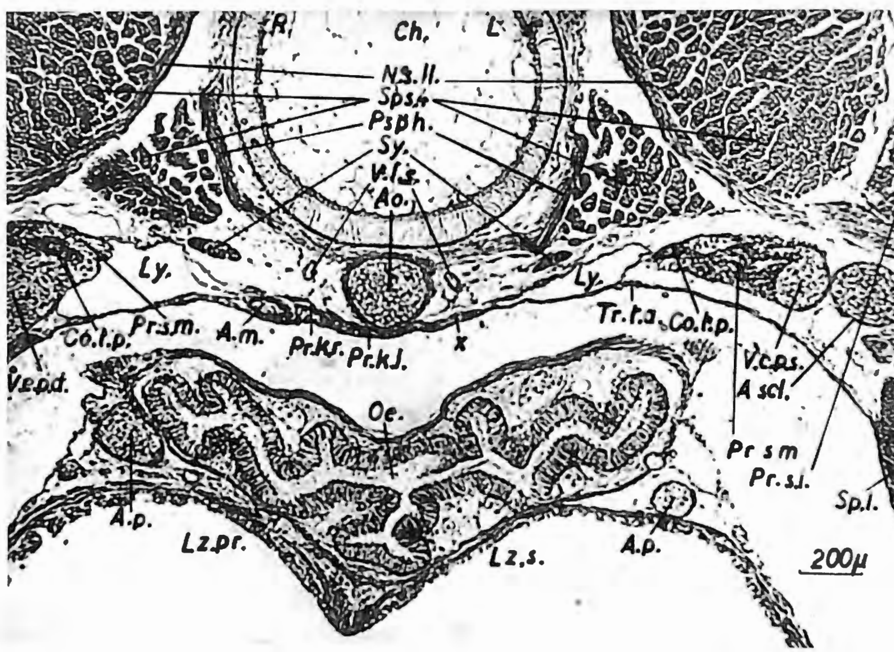


Fig. 55. — Coupe transversale d'une larve de 27 mm au niveau de la ligne A-B de la fig. 54. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — A.scl. : artère sous-clavière — A.p. : artère pulmonaire — Ao. : aorte — Co.t.p. : collet du tube postérieur — Ch. : chorde dorsale — Ly. : vaisseau lymphatique — Lz.pr. : sac aérien principal — Lz.s.. : sac aérien secondaire — N.s. II : deuxième nerf spinal — Oe. : œsophage — Pr.k.l. : chambre pronéphrétique gauche — Pr.k.r. : chambre pronéphrétique droite — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Psph. : parasphénoide — Sp.l. : muscle du flanc du corps — Sps. 4 : quatrième segment musculaire — Sy. : chaîne sympathique — Tr.t.a. : entonnoir du tube antérieur — V.c.p.d. : veine cardinale postérieure droite — V.c.p.s. : veine cardinale postérieure gauche — V.l.s. : vaisseau lymphatique sous-vertébral — x : tube pronéphrétique supplémentaire.

d'une larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir* montre une structure dégénérée, qui rappelle un tube supplémentaire. Chez des autres poissons des tubes supplémentaires ne font pas exception non plus : KINDAHL en donne maint exemple.

Tout de même les structures de la larve de 27 mm méritent une attention spéciale, quant à la différenciation de l'épithélium. En effet, ces trois tubes sont remarquables par le fait qu'ils ont l'aspect de collet sur toute leur longueur. La figure 54 nous instruit comment est la disposition de ces tubes : deux (celui de la cavité péritonéale et un de la chambre pronéphrétique) s'unissent et leur tronc commun s'unit avec le troisième; le tube général qui en résulte et qui est en somme le conduit pronéphrétique, présente également l'aspect de collet sur une certaine longueur.

Cette disposition à cellules aplaties dans le bout initial du conduit pronéphrétique est du moins inattendue. Elle ne se rencontre chez aucun

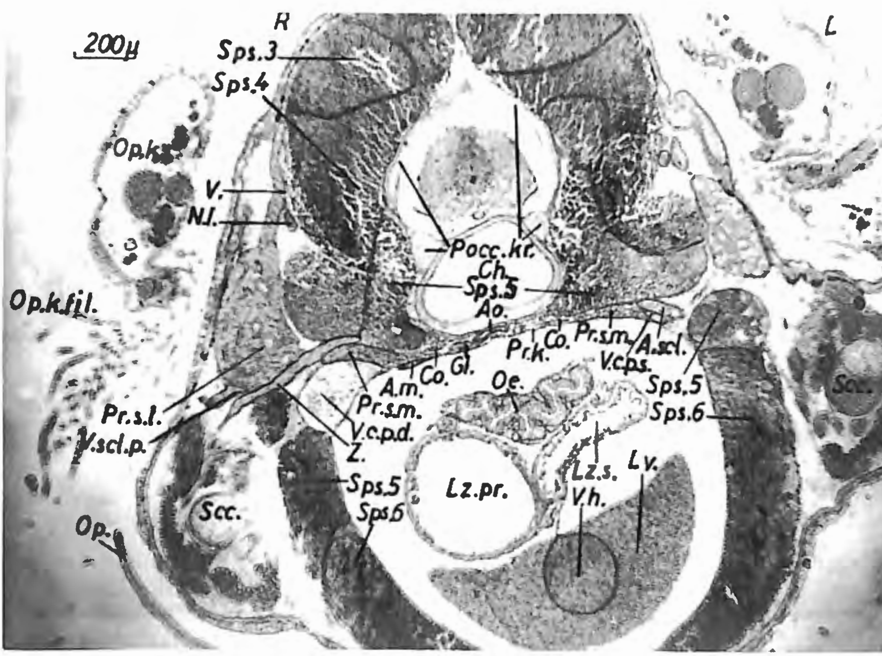


Fig. 56 — Coupe transversale d'une larve de 24 mm au niveau de la ligne C-D de la fig. 38. — L : côté gauche — R : côté droit — A.m. : artère mésentérique — A.scl. : artère sous-clavière — Ao : aorte — Ch. : chorde dorsale — Co : collet du tube postérieur — Gl. : glomérule — Lv. : foie — Lz.pr. : sac aérien principal — Lz.s. : sac aérien secondaire — N.l. : nerf latéral — Oe. : œsophage — Op. : opercule — Op.k. : branchie operculaire — Op.k.fil. : filaments de la branchie operculaire — Pocc.kr. : cartilages de l'arc post-occipital — Pr.k. : chambre pronéphrétique — Pr.s.l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr.s.m. : partie médiale du sinus pronéphrétique — Scc. : scapulo-coracoïde — Sps. 3 : troisième segment musculaire — V. : veine — V.c.p.d. : veine cardinale postérieure droite — V.c.p.s. : veine cardinale postérieure gauche — V.h. : veine hépatique — V.scl.p. : veine sous-clavière postérieure.

autre spécimen. Ce qui frappe dans cet ensemble est d'abord que l'aspect à cellules cylindriques n'apparaît que dans le conduit lui-même, ce point de changement se trouve à une distance de 425 μ depuis l'entonnoir du tube dans la cavité péritonéale. Chez les autres larves ce point de transition se trouve à une distance comparable (variant entre 375 μ et 475 μ : voir tableau 1) de la cavité péritonéale, mais donc dans le tube antérieur. On peut se demander alors quelle est la raison de cette coïncidence de longueurs. Une explication plausible serait d'accepter qu'un gradient de morphogénèse s'exerce depuis l'entonnoir du tube antérieur et provoque qu'un aspect cylindrique ne peut apparaître qu'à une distance bien déterminée de plus ou moins 425 μ. Si cette hypothèse se vérifiait, elle pourrait servir à comprendre les phénomènes de différenciation des structures tubulaires du système excréteur. Le fait qu'un changement d'aspect coïncide souvent avec un changement de direction peut avoir une explication semblable.

RESUME

Le pronéphros des Polyptères est un organe à existence temporaire, comme chez la plupart des poissons osseux. Il se développe tôt dans la vie embryonnaire, acquiert des dispositions glomérulaires vers le moment où les embryons s'éclosent, atteint un maximum de développement lorsque les larves ont une longueur d'une dizaine de mm et subit une dégénérescence lente au fur et à mesure que l'opisthonéphros se développe. Chez des larves de plus de 35 mm sa dégénérescence est bien prononcée et chez des spécimens de plus de 100 mm il n'en subsiste plus que des structures hématopoïétiques, qui peuvent disparaître également.

Les structures propres du pronéphros sont construites par les zones mésomériques des six metamères antérieurs de chaque côté; tout de même la participation du premier et du sixième métamère peut être d'ordre limité. Dans des cas exceptionnels le septième peut y contribuer également. L'opinion de KERR que cinq, sept ou neuf métamères y contribueraient, est à rejeter.

Ces six zones mésomériques émettent des extensions latérales qui s'unissent et qui forment ainsi l'ébauche de conduit pronéphrétique. Celle-ci s'allonge comme entité autonome et atteint la région cloacale; le processus est en somme différent de celui que KERR avait décrit.

Les cavités, qui apparaissent dans les zones mésomériques, s'unissent de telle façon que les trois premières engendrent une chambre antérieure et un tube antérieur et que les trois autres engendrent une chambre postérieure et un tube postérieur. Ceci se passe selon des processus qui sont bien différents de ce qui a été décrit pour d'autres vertébrés anamniotes.

L'apparition de structures glomérulaires dans ces chambres va de pair avec une union entre la chambre antérieure et la chambre postérieure. La chambre commune qui en résulte s'approche bientôt de celle de l'autre côté près du plan médian.

Les transformations dans la cavité péritonéale font que les parties antérieures des deux chambres pronéphrétiques communes y sont incorporées. Il s'ensuit que les deux tubes antérieurs (un de chaque côté) s'ouvrent dorénavant dans cette cavité et les deux tubes postérieurs dans leur chambre respective. Les chambres restent en communication avec la cavité péritonéale dans leur partie antérieure, mais cette communication s'obture à coup de coalescence des glomérules avec les parois.

Les parties antérieures des glomérules communs s'atrophient déjà chez des larves de 9,3 mm et de 9,6 mm; elles deviennent fibreuses et se réduisent. Chez des larves de plus de 24 mm les parties postérieures ne présentent pas non plus de grande signification fonctionnelle : chez elles tout l'appareil glomurélaire pronéphrétique est traîné vers le côté droit par l'artère mésentérique antérieure; celle-ci avait pris naissance dans une des artérioles glomérulaires chez des larves plus jeunes. Chez la larve de 45 mm des vaisseaux sanguins envahissent le reste glomérulaire et introduisent une résorption de son tissu. Chez des spécimens plus grands il n'en reste que des traces peu définies.

Chaque conduit pronéphrétique part de l'union d'un tube antérieur avec un tube postérieur. Les deux conduits se sont fortement contournés pendant la vie larvaire, du moins dans leur partie pronéphrétique. On y remarque une différenciation histologique, qui est tout à fait comparable à celle qui s'opère dans les néphrons de l'opisthonéphros des spécimens adultes. Les circonvolutions se situent dans un réseau de veines; un organe hématopoïétique, le sinus pronéphrétique, s'établit aux dépens de ce réseau. Ce sinus est fort poussé vers l'arrière par le développement des structures occipitales.

Chez des larves de plus de 24 mm les conduits et les tubes se décomposent. Ce processus d'atrophie saisit toute la partie du conduit pronéphrétique, qui se situe en front des premiers néphrons opisthonéphrétiques. Le reste subsiste comme conduit excréteur de l'opisthonéphros, et ne sert point à l'évacuation de produits génitaux. De plus, le sinus pronéphrétique de chaque côté est coupé en une partie médiale et une partie latérale. Ces parties s'intègrent dans le système veineux, régressent et disparaissent.

Chez des spécimens de plus de 100 mm le pronéphros a disparu à l'exception de quelques vestiges éventuels.

Le système pronéphrétique des Polyptères se caractérise donc par les faits suivants :

1. les six premiers métamères post-otiques des deux côtés participent à sa formation, ainsi qu'à celle des conduits; la participation du premier et du sixième métamère peut être d'ordre limité, mais une contribution du septième n'est pas à exclure,

2. les métamères (I), II et III engendrent des chambres pronéphrétiques antérieures plus leur tube antérieur, les métamères IV, V (plus souvent VI et éventuellement aussi VII) engendrent des chambres postérieures et leur tube,

3. la chambre antérieure de chaque côté est en communication avec la cavité péritonéale; la chambre postérieure ne l'est pas; bientôt la chambre antérieure et la chambre postérieure s'unissent et forment une chambre générale; la partie antérieure de cette chambre générale s'intègre dans la cavité péritonéale; la partie postérieure s'en sépare par une coalescence des glomérules avec les parois; il en résulte que les tubes antérieurs des deux côtés s'ouvrent dorénavant dans la cavité péritonéale et chaque tube postérieur dans une chambre isolée, qui correspond en somme à la chambre postérieure des premiers stades,

4. la complication des circonvolutions du conduit pronéphrétique est fort prononcée,

5. le pronéphros dégénère au fur et à mesure que l'opisthonéphros entre en fonction,

6. les conduits pronéphrétiques deviennent des conduits excréteurs de l'opisthonéphros et ne participent pas à la formation des voies génitales.

SUMMARY

The pronephros of *Polypterus* is a temporary organ, just as this is the case in most other bony fishes. It takes ist first development in early embryonic life, acquires glomerular dispositions in the period when the larvae are hatching, reaches its maximum of development when the larvae are some 10 mm long and undergoes a slow degeneration when the opisthonephros gets developed. In larvae of more than 35 mm its degeneration is quite pronounced and in specimens of more than 100 mm nothing of it is left than a few hematopoietic structures that may disappear later.

The original structures of the pronephros are built up by the mesomeric zones of the six most anterior metameres of either side. However the participation of the first and of the sixth metamere may be quite limited. In exceptional cases the seventh metamere may contribute as well. But KERR's opinion that five, seven or nine metameres may contribute to it, cannot be sustained.

Cavities appear in these mesomeric zones and they get united with one another in a very peculiar way, so that the first three among them lead to the formation of an anterior chamber and an anterior tube, while the three other ones lead to the formation of a posterior chamber and a posterior tube (fig. 8). This process is quite different from those that have been described in other anamniotic vertebrates.

The appearance of glomerular structures in the chambers happens while at either side the anterior and the posterior chambers are getting united with one another. The result of these two processes is the existence of a common chamber at either side. The common chamber of one side soon approaches its fellow of the other side.

The transformations in the peritoneal cavity cause that the anterior part of both common chambers get incorporated in his cavity. As a matter of fact both anterior tubes now open in the peritoneal cavity and both posterior tubes open in their own chamber. Both chambers remain in communication with the peritoneal cavity, but this communication gets more and more obturated because of the coalescence of the glomeruli with the walls.

The anterior parts of the common chambers undergo an atrophy that appears already in the larvae of 9.3 mm and 9.6 mm; they become fibrous and get reduced. In larvae of more than 24 mm the posterior parts do not show any big functional significance as well; in these larvae the complete glomerular apparatus of the pronephros is deplaced to the right side by the anterior mesenteric artery; the latter had appeared as a branch of a glomerular artery in younger larvae. In a 45 mm larva new blood-vessels appear inside the glomerulus and they cause a resorption of its tissue. In bigger specimens nothing of it is left than a few badly distinguishable traces and in the adult ones nothing is left at all.

The pronephric duct of either side is the continuation of the united anterior and posterior tubes. Both ducts show many convolutions in their anterior part during larval life. An histological differentiation may be recognized and is completely comparable to that in nephrons of the opisthonephros of the adult specimens. First the convolutions are amidst veins, that form a pronephric network; later an hematopoietic organ, the pronephric sinus, takes the place of the network. The development of the occipital structures strongly pushes the pronephric sinuses into a posterior direction.

In larvae of more than 24 mm the ducts and their tubes undergo a decomposition. But the process of atrophy only sizes that part of the duct that is in front of the first opisthonephric nephrons. The other part subsists and remains as the excretory duct of the opisthonephros. In no way any part of the pronephric duct serves for the evacuation of genital products. The pronephric sinuses of either side get divided into medial and lateral parts. This parts become more and more integrated in the venous blood-current and they disappear slowly.

In specimens of more than 100 mm the pronephros has disappeared except possibly a few remains.

The pronephric system of Polypterus so shows the following characteristics :

1. the six most anterior post-otic metameres of either side participate in its formation, forming its duct as well; the participation of the first and of the sixth metamère may be quite limited, but even a contribution of the seventh is not impossible,

2. the metameres (I), II en II form an anterior chamber and an anterior tube, the metameres IV and V (and often VI, and in a single case VII as well) form the posterior chamber and the posterior tube,

3. the anterior chamber of either side is in communication with the peritoneal cavity, the posterior is not; soon the anterior and posterior chambers of either side get coalesced, forming a common chamber at either side; the anterior part of the common chamber gets integrated into the peritoneal cavity; the posterior part gets separated from this cavity because of a coalescence of the glomerulus with the walls; the results is that the anterior tube of either side now opens into the peritoneal cavity and that the posterior tube opens into its own chamber, the latter being more or less comparable to the posterior chamber of earlier stages,

4. the convolutions of the pronephric ducts take a very complicated form,

5. the pronephros starts degenerating when the opisthonephros gets functioning,

6. the pronephric ducts become the excretory ducts of the opisthonephros and they do not take part in the formation of the genital evacuation ways.

BIBLIOGRAPHIE

ABDEL-AZIZ, I.

1956. Notes on the anatomy of larval *Polypterus*. — *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 12, 79-88.

ARMSTRONG, Ph. B.

1932. The embryonic origin of function in the pronephros through differentiation and parenchyma-vascular association. — *Am. J. Anat.*, 51, 157-188.

BUDGETT, J. S.

1901. On some points in the anatomy of *Polypterus*. — *Trans. zool. Soc.*, 15, 323-338.
1902. On the structure of the larval *Polypterus*. — *Trans. zool. Soc.*, 16, 315-340.

DE SMET, W. M. A.

1960. Le néphron de *Polypterus retropinnis* (VAILLANT). — *Arch. Biol.*, 71, 367-388.
1963. The nephron of *Amia calva*. — *Acta zool.*, 44, 269-298.
1965. Remarques sur le développement du système branchial des Polyptéridés. — *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, 94, 189-211.
1966. Le développement des sacs aériens des Polyptères. — *Acta zool.*, 47, 151-183.
1969. On the development of the venous system in *Polypterus senegalus* (Pisces). — *J. Zool.*, 159, 97-129.
1970. On the interrenal cell-groups of the Polypteridae (Pisces). — *Anat. Anz.*, 126, 391-399.
1975a. Les premiers stades de développement du feuillet mésodermique chez *Polypterus senegalus* CUVIER. — *Acta zool. path. Antverp.*, 62, 3-28.
1975b. Sur l'origine des cavités cœlomiques et du cœur chez les Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. Antverp.*, 62, 29-43.
1975c. Le développement du cloaque et ses transformations ultérieures chez les Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. Antverp.*, 62, 45-72.
1975d. Les composants métamériques de la région occipitale des Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. Antverp.*, 62, 73-94.
1975e. Considérations sur le développement des gonades et des gonoductes chez les Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. Antverp.*, 62, 95-127.
1980. Le développement de l'opisthonéphros des Polyptères (Poissons Brachioptérygiens). — *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., Biol.*, 52, 7, 60 pp.

GUITEL, F.

1914. Contribution à l'étude d'une larve de *Polypterus senegalus* CUVIER. — *Arch. Zool. exp. gén.*, 54, 411-437.

JUNGERSEN, H.
1900. Über die Urogenitalorgane von *Polypterus* und *Amia*. — *Zool. Anz.*, 23, 328-334.

KERR, J. G.
1907. The development of *Polypterus senegalus* CUV. — *Budgett Memorial Volume*, 195-284.
1919. Text-book of Embryology. Vol. II. Vertebrata with the exception of mammals. — *London, Macmillan* & Co., 591 pp.

KINDAHL, M.
1938. Zur Entwicklung der Exretionsorgane von Dipnoërn und Amphibien mit Anmerkungen bezüglich Ganoiden und Teleostier. — *Acta zool.*, 19, 1-190.

LEBEDINSKY, J.
1895. Ueber die Embryonalniere von *Calamoichthys calabaricus* (SMITH). — *Arch. mikr. Anat.*, 44, 216-228.

LISON, L.
1936. Une méthode nouvelle de reconstruction perspective. — *Bull. Hist. appl.*, 13, 357-380.

PEHRSON, T.
1947. Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. — *Acta zool.*, 39, 241-258.

POLL, M. & DESWATTINES, Cl.
1967. Etude systématique des appareils respiratoire et circulatoire des Polypteridae. — *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, Sér. 8vo, Zool., 158, 62 pp.